Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana temporaria

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät II. Sektion

der

Kgl. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

am 6. November 1913 vorgelegt von

Emil Witschi

aus Bern

Sonder-Abdruck

aus dem

Archiv für mikroskopische Anatomie

Bd. 85, Abt. II (für Zeugungs- und Vererbungslehre)

Verlag von Friedrich Cohen in Bonn

1914

Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana temporaria

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät II. Sektion

der

Kgl. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

am 6. November 1913 vorgelegt von

Emil Witschi

aus Bern

Sonder-Abdruck

aus dem

Archiv für mikroskopische Anatomie

Bd. 85, Abt. II (für Zeugungs- und Vererbungslehre)

Verlag von Friedrich Cohen in Bonn

1914

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552320_0033

Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana temporaria

Von
Emil Witschi

Hierzu Tafel III—VIII und 6 Textfiguren.

Inhalt.

Seite

Einleitung 9
Material und Methoden 13
I. Zusammenfassende Darstellung der Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana temporaria 16
II. Beschreibender Teil.
A. Bildung und Entwicklung der indifferenten Keimdrüse . . 23
B. Das Ovar 37
C. Der Hoden.
1. Direkte Hodenentwicklung 43
2. Indirekte Hodenentwicklung 56
a) Die Hodenentwicklung in den Kulturen A 15 und A 10 56
b) Die Entstehung von Hoden aus Ovarien in den Kulturen B und C 62
D. Die Überreifekultur 70

Einleitung.

Die umfangreichen Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung, welche Richard Hertwig an Fröschen angestellt hat, haben uns vor allem mit der wichtigen Tatsache bekannt gemacht, dass bei diesen Tieren die Geschlechtsverhältnisse äusserst labil und verhältnismässig leicht beeinflussbar sind. In besonders schöner Weise tun das seine Überreifeversuche dar. Überreife der Eier wurde von Hertwig dadurch erzielt, dass er Froschpärchen während der Eiablage aus der Kopula löste und die Weibchen, in deren Uteri sich noch ein ansehnlicher Rest von

Eiern befand, vom Männchen getrennt aufbewahrte. Später wurden dann die Tiere wieder vereinigt, oder es wurden die überreif gewordenen Eier den Uteri des Weibchens entnommen und künstlich befruchtet. Während sich nun aus den zur normalen Zeit abgelaichten Eiern eine Nachkommenschaft ergab, welche aus gleich viel Männchen und Weibchen zusammengesetzt war, so stieg der Prozentsatz der Männchen mit dem Grade der Überreife. Bei einer Überreife von 80—100 Stunden entstanden ausschliesslich nur noch Männchen.

Zu dem gleichen Resultat gelangte Kuschakewitsch in einer gleichfalls im Zoologischen Institut München ausgeführten Arbeit. Auch Pflüger hatte, ohne jedoch genauere Angaben zu machen, oder den Gegenstand weiter zu verfolgen, hervorgehoben, dass überreife Eier nur Männchen liefern.

Eine deutliche Beeinflussung der Geschlechtsnorm gelang auch Helen King (sie arbeitete mit Bufo lentiginosus), indem sie die Befruchtung der Eier entweder in hypertonischen oder in schwach angesäuerten Lösungen vornahm. Im ersten Falle ergab sich ein Überschuss von Weibchen, im zweiten ein solcher von Männchen.

Ausser durch Überreife hat Hertwig auch durch andere Faktoren eine Veränderung der Geschlechtsziffern hervorzurufen versucht. Dabei wollte es ihm als möglich erscheinen, dass das durch Temperatureinflüsse erreicht werden könne. Weil ihm aber die eigenen Versuche noch nicht ausreichend erschienen, so veranlasste er mich im Frühjahr 1912 dieselben in umfassender Weise zu wiederholen.

Bei seinen Untersuchungen war es Hertwig aufgefallen, dass unter dem Einfluss verschiedener Aussenbedingungen sich nicht nur die Geschlechtsziffern verändern, sondern oft auch in ganz auffälliger Weise der Rhythmus, in welchem die Keimdrüsen und manche andere Organe sich anlegen und entwickeln. Es war daher zu erwarten, dass eine vergleichende Untersuchung der verschiedenen Kulturen über manche noch nicht genügend bekannte Entwicklungsvorgänge einiges Licht verbreiten werde. Diese Erwartung hat sich denn auch als vollkommen berechtigt erwiesen.

Ich werde in dieser Arbeit lediglich über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen berichten, während das Problem der willkürlichen Geschlechtsbestimmung Gegenstand einer späteren

Veröffentlichung sein wird. Über die Entstehung der ersten Keimdrüsenanlage der Anuren und deren Weiterentwicklung zum Ovar sind wir durch einige neuere Untersuchungen ziemlich gut unterrichtet worden. Dagegen sind wir über die Hodenentwicklung noch wenig orientiert und einige der wichtigsten Bildungs- und Umwandlungsvorgänge, die sich hier geltend machen, sind bis jetzt noch nie beschrieben worden. Die Misserfolge der älteren Untersuchungen erklären sich aus der Tatsache, dass auf frühen Stadien keine sekundären Geschlechtsmerkmale vorhanden sind, welche die Bestimmung des Geschlechts der Tiere ermöglichen, und dass auch die Keimdrüsen selber die Geschlechtsunterschiede erst spät deutlich erkennen lassen. Es pflegen sich nämlich die Larven von Rana temporaria in der ersten Zeit ausschliesslich im Sinne von weiblichen Tieren zu entwickeln. Pflüger hat zum erstenmal darauf aufmerksam gemacht, dass in manchen Fällen noch zur Zeit der Metamorphose die Zahl der „Weibchen" jene der Männchen um ein Mehrfaches übertrifft. Da aber einige Überlegungen sowohl, als auch die Feststellung der Geschlechtsziffern für ältere ($1^1/_2$jährige und geschlechtsreife) Tiere keinen Zweifel darüber aufkommen liessen, dass schliesslich das Gleichgewicht zwischen beiden Geschlechtern hergestellt wird, indem sich ein Teil der wie Weibchen aussehenden Tiere in Männchen verwandelt, so kam Pflüger zu dem folgenden Schluss: „Bei jungen Fröschen gibt es dreierlei Tiere: Männchen, Weibchen und Hermaphroditen." Ein Pflügerscher Hermaphrodit ist also ein Tier, das zwar vorläufig ein Ovarium ausgebildet hat, über dessen definitives Geschlecht aber noch nicht entschieden ist. Es kann sich im Sinne eines Weibchens weiterentwickeln, oder aber sich in ein Männchen umwandeln. Nach dem Zahlenverhältnis, das zwischen Pflügerschen Hermaphroditen einerseits und geschlechtlich früh differenzierten Tieren andererseits vorliegt, lassen sich verschiedene Lokalrassen unterscheiden. Bei den in Europa verbreiteten, überwiegt die Zahl der Hermaphroditen meist um ein Beträchtliches; es ist sogar sicher, dass in vielen Fällen ausschliesslich Hermaphroditen gebildet werden und dass auf frühen Larvenstadien die sämtlichen Tiere die Merkmale ausbilden, welche für das weibliche Geschlecht charakteristisch sind.

Es ist nun nicht weiter verwunderlich, dass die älteren Untersucher als junge Hoden Stadien beschrieben haben, welche

ausschliesslich für das weibliche Geschlecht charakteristisch sind; denn bevor die Genese der Keimzellen einigermassen bekannt war, musste es eine äusserst schwierige Aufgabe sein, die hier vorliegenden komplizierten Verhältnisse zu entwirren.

Wie zum erstenmal O. Hertwig betont hat, sind in der Genese der Keimzellen zwei grosse Perioden auseinander zu halten: die Vermehrungsperiode und die Wachstumsperiode. Die letztere wird eingeleitet durch die charakteristischen Erscheinungen der Pseudoreduktion (Leptotän, Synaptän, Pachytän, Diplotän usw.).

Die Art, in welcher sich diese beiden Perioden auf den Entwicklungsgang der Geschlechtszellen verteilen, ist im männlichen und weiblichen Geschlecht erheblich verschieden.

Während sich im männlichen Geschlecht an die Pseudoreduktion sogleich die Reifeteilungen anschliessen, schiebt sich zwischen diese beiden Prozesse im weiblichen Geschlecht der sogenannte Keimbläschenzustand ein; ein Stadium, auf dem das Froschei ungefähr 3—4 Jahre zu verweilen pflegt. Da nun aber die beiden Geschlechter gleichzeitig geschlechtsreif werden (erste Brunstperiode gewöhnlich Ende des 4. Jahres), und die Spermiogenese nur eine kurze Spanne Zeit beansprucht, so ist es notwendig, dass ein erster Teil von weiblichen Keimzellen schon sehr viel früher ins Wachstumsstadium eintritt, als entsprechend die männlichen Keimzellen, welche die Samenfäden für die erste Brunst liefern sollen. (In beiden Geschlechtern bleibt ein Rest von Vermehrungszellen zurück, der das Ausgangsmaterial für spätere Brunstperioden darstellt.) Mit grosser Regelmässigkeit sieht man im weiblichen Geschlecht die ersten Wachstumszellen bei ca. 35 mm langen Larven auftreten. Je nach der Temperatur, in der die Kultur gehalten wurde, besitzen die Tiere dann ein Alter von 2—12 oder mehr Wochen. Im Hoden dagegen finden wir bis nach dem 3. Jahre ausschliesslich nur Vermehrungszellen und erst im Laufe des 4. Sommers tritt ein Teil von ihnen in die Wachstumsperiode ein.

Das Auftreten von Wachstumszellen während der Larvenentwicklung und der ersten Jahre überhaupt ist also durchaus für das weibliche Geschlecht charakteristisch, und hauptsächlich durch Berücksichtigung dieser Tatsache konnte es gelingen, über die Umbildung von Pflügerschen Hermaphroditen in Männchen ins klare zu kommen.

Vor kurzem (1910) hat Kuschakewitsch eine umfangreiche Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der männlichen Keimdrüse von Rana esculenta veröffentlicht. Dieser Autor hat teilweise mit Lokalrassen von Rana esculenta gearbeitet, welche ausschliesslich nur sexuell frühzeitig differenzierte Larven besitzen, und ausserdem war er auch wohl imstande, zwischen den verschiedenen Eibildungsstadien und den Spermatogonien zu unterscheiden. Ein Vergleich wird aber zeigen, dass meine Darstellung in vielen wesentlichen Punkten derjenigen von Kuschakewitsch widerspricht; wenn ich glaube, dass die meine den tatsächlichen Verhältnissen besser entspricht, so stütze ich mich dabei auf die Tatsache, dass — wie schon ein flüchtiger Vergleich von Schnittserien zeigt — der Hoden von Rana temporaria sich für eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung ungleich besser eignet, als derjenige von Rana esculenta.

An dieser Stelle gestatte ich mir, meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Professor Richard von Hertwig, meinen Dank auszusprechen, sowohl für das rege Interesse, das er an meiner Arbeit genommen hat und seine vielseitige Unterstützung, als auch für das liebenswürdige Entgegenkommen, mit dem er die Durchführung der meist recht kostspieligen Experimente ermöglichte. Zu besonderem Danke fühle ich mich auch Herrn Professor Richard Goldschmidt verpflichtet, der mir besonders während einer längeren Abwesenheit von Herrn Geheimrat v. Hertwig jede mögliche Unterstützung zuteil werden liess.

Material und Methoden.

Die besonders günstige Lage Münchens ermöglichte es, ohne viel Mühe in den Besitz von extrem verschiedenen Lokalrassen zu gelangen.

Ich werde die Nachkommen ein und desselben Elternpaares stets unter dem gleichen grossen Buchstaben beschreiben. Die dahinter gesetzte arabische Ziffer gibt die Temperatur an, unter der die Larven gezüchtet wurden.

Die Stammkultur A, welche hauptsächlich das Material zu dieser Untersuchung geliefert hat, stammt von einem Pärchen ab, welches im Ursprungtal, einem zwischen Bayrisch-Zell und Landl in den Bayrischen Alpen gelegenen, von Grasfröschen sehr reich bevölkerten Gebirgstal (Höhe 850 m) gefangen wurde. Die

befruchteten Eier wurden in vier Gruppen geteilt und unter verschiedenen Temperaturbedingungen aufgezogen. Die „Stammkultur" A zerfällt demnach in die vier „Kulturen" A 10 (wurde bei 10° gezüchtet), A 15 (wurde bei 15° gezüchtet), A 21 (wurde bei 21° gezüchtet) und A 27 (wurde bei 27° gezüchtet). Es ist noch darauf aufmerksam zu machen, dass die frisch befruchteten Eier eine Temperatur von 27° nicht ertragen können und dass deshalb die Kultur A 27 erst nach und nach von 22° auf 27° gebracht wurde. Von den vier Kulturen hat die eine, nämlich Kultur A 21, gar keine Pflügerschen Hermaphroditen ausgebildet. Gleich nach dem Stadium der indifferenten Keimdrüse waren ausschliesslich geschlechtlich wohldifferenzierte Tiere, und zwar Männchen und Weibchen in gleicher Zahl, vorhanden. Diese Kultur bildet deshalb die Grundlage für die Schilderung der typischen Hodenentwicklung. In den anderen drei Kulturen dagegen machten sich bei der Geschlechtsdifferenzierung besondere Verhältnisse geltend, welche ein eigenes Studium verlangten.

Die Stammkultur B wurde von einem Pärchen geliefert, das ich in Irschenhausen eingefangen hatte. Irschenhausen ist ein im Isartal südlich von München gelegener Ort (Höhe ca 700 m). Auch diese Stammkultur wurde in eine grössere Zahl von Untergruppen geteilt, welche unter den Bezeichnungen B 20 (wurde bei 20° gezüchtet) und B 10 (I), B 10 (II), B 10 (IV), B 10 (V), B 10 (VI) und B 10 (VII) beschrieben werden sollen. Die letzten sechs Kulturen wurden, wenn auch nicht unter völlig übereinstimmenden Umständen, bei 10° gehalten.

Die mit C 20 und C 26 bezeichneten Kulturen leiten sich her von einem frischen Laichballen, der in Lochhausen (Dachauer Moos, Höhe ca. 500 m) eingesammelt wurde. Sie wurden bei 20 resp. 26° gehalten. Die Kultur D 20 stammt ebenfalls von einem Irschenhausener Pärchen ab. Sie wurde bei 20° gezüchtet und ist die einzige hier beschriebene Überreifekultur (Überreife von mehr als 100 Stunden). Eine detaillierte Beschreibung der einzelnen Kulturen wird meiner Arbeit über Geschlechtsbestimmung beigegeben werden.

Die sämtlichen Kulturen B, C und D lieferten ausschliesslich Pflügersche Hermaphroditen und verhielten sich hinsichtlich des Zeitpunktes der Geschlechtsdifferenzierung überhaupt ganz anders als die Kulturen A. Wir haben es also bei dem vor-

liegenden Material mit wenigstens zwei verschiedenen Lokalrassen zu tun.

Um die letzten Stadien der Hodenentwicklung verfolgen zu können, wurde ein grösseres Material von ein- bis vier- und mehrjährigen Fröschchen im Ursprungtal eingefangen.

Rana temporaria laicht zu einer Zeit, wo das Wasser der von ihr besetzten Tümpel durchschnittliche Temperaturen von 6—10° besitzt. Unter solchen Bedingungen entwickeln sich aber die Eier sehr langsam und das Wachstum der Larve wird erst in der Wärme des Frühsommers ein schnelleres. Zur Zeit der Metamorphose mag die mittlere Temperatur in den Tümpeln etwa 20° betragen.

Bei meinen Versuchen zeigte es sich, dass auf die Dauer die Larven nicht bei 30° oder noch höheren Temperaturen gehalten werden können, ohne dass die Sterblichkeit einen grossen Umfang annimmt. Die Kulturen A 27 und C 26 wurden also schon nahe der oberen Grenze gehalten. Ich spreche daher von ihnen als den Hitzekulturen. Entsprechend nenne ich A 21, B 20 und C 20 Wärmekulturen, A 15, A 10 und die sämtlichen B 10 Kältekulturen.

Die Kulturen A, B und D sind aus künstlich befruchteten Eiern hervorgegangen. Künstliche Befruchtung ist bei Rana temporaria ausserordentlich leicht auszuführen. Die dem Uterus des Weibchens entnommenen Eier werden auf Objektträger oder noch besser auf lange und schmale (½—1 cm breite) Glasstreifen übertragen. Dann wird mittels einer Pipette soviel von der schwach verdünnten Samenflüssigkeit des Männchens auf das Glas gebracht, dass die sämtlichen Eier davon vollkommen bedeckt werden. Die Gallerthüllen der Eier beginnen sofort etwas zu quellen. Man kann nun die Samenflüssigkeit wieder abtropfen lassen und die Glasstreifen in die Wasserbehälter einsetzen, in denen der Laich bis zum Ausschlüpfen der Larven verweilen soll. Es hat sich bei meinen Versuchen gezeigt, dass die Eier, ohne irgendwie Schaden zu nehmen, unvermittelt in Temperaturen von 10—22° eingesetzt werden dürfen.

Bei der Aufzucht der Larven hielt ich mich durchaus an die zu grosser Vollkommenheit ausgearbeitete Technik von R. Hertwig (darüber vergl. dessen Arbeit von 1912). Es ist nur darauf aufmerksam zu machen, dass Rana temp., wenn sie

bei 20 oder mehr Grad gehalten wird, schon von den frühesten Stadien an grössere Anforderungen an eine gute Durchlüftung und Wassererneuerung stellt, als Rana esculenta.

Nach der Metamorphose wurden die Fröschchen entweder mit Mehlwürmern oder mit Pferdefleisch gestopft, oder aber es wurden ihnen Fliegen (Drosophila) verfüttert, welche von einer besonderen Fliegenkultur wenigstens im späteren Sommer in reichlicher Menge geliefert wurden.

Als Fixierungsmittel wurde hauptsächlich Zenkersche Flüssigkeit (warm) und zur Färbung Ehrlichs Alaunhämatoxylin mit Eosinnachfärbung verwendet. Diese Technik hat den grossen Vorteil der Einfachheit für sich, und liefert in den meisten Fällen bessere Präparate als irgend welche andere Methoden. Zur Kontrolle wurde aber auch mit Flemmingschem Gemisch, Gilsonschem Gemisch und Sublimat-Eisessig fixiert und mit Boraxkarmin, Safranin-Lichtgrün, Ehrlich-Biondi-R. Heidenhainscher Farblösung, Hämatoxylin nach Delafield und Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Die Schnittdicke betrug 2—8 μ.

Zur Charakterisierung der einzelnen Entwicklungsstadien habe ich — in gleicher Weise wie das Kuschakewitsch getan hat — gewisse Körpermaße und das Alter angegeben. Es ist danach z. B. die Formel 14 (38); 24 mm folgendermassen zu verstehen: Abstand von der Schnauzenspitze bis zur Afteröffnung 14 mm, Abstand von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzspitze 38 mm, Spannweite der Hinterextremitäten 24 mm. Das Alter der Tiere ist stets vom Tage der Befruchtung an gerechnet. Bei Fröschchen, die aus meinen Kulturen stammen, füge ich in Klammern auch das Alter von der Metamorphose ab gerechnet bei. Als Embryonen habe ich diejenigen Tiere bezeichnet, welche zur Fixierung aus den Eihüllen herausgenommen werden mussten.

I. Zusammenfassende Darstellung der Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana temporaria.

Es erschien wünschenswert, ein nur die Hauptzüge enthaltendes Bild der Keimdrüsenentwicklung, so wie sie sich nach meinen und früheren Untersuchungen darstellt, der speziellen Beschreibung vorauszuschicken. Dadurch wird, hoffe ich, der durch vieles Detail etwas unförmlich gewordene spezielle Teil leichter übersehbar werden.

a) Die indifferente Keimdrüse.

In der hinteren Körperregion von 5 mm langen Embryonen buchtet sich das dotterreiche Entoderm weit dorsalwärts bis dicht unter die Chorda vor (Fig. 1, d. Dl.). Die Zellen, welche diese Vorwölbung (dorsale Dotterleiste) bilden, unterscheiden sich von den übrigen Entodermzellen einzig dadurch, dass sie meistens etwas pigmentreicher sind. Es kommt ihnen aber eine ganz besondere Bedeutung zu: sie sind die Urkeimzellen.

Während sich das Mesenterium bildet, löst sich dieser Keimzellstrang vom übrigen Entoderm ab, und bei eben ausgeschlüpften Larven liegt er als ein unpaarer medianer Strang über der dorsalen Wurzel des Mesenteriums (Fig. 2).

Dieser unpaare mediane Keimzellstrang beginnt bald sich abzuplatten, spaltet sich dann der Länge nach in zwei paarige Stränge, die seitwärts auseinander weichen und ein kleines Stück weit der Somatopleura entlang wandern, bis sie in die Nähe der Vornierengänge gelangen (Fig. 3). Dort bilden sich nun die Keimdrüsenanlagen, indem das Peritoneum jederseits eine Längsfalte bildet, in welche die Keimzellen, zwischen die während der Wanderung auch einige Mesenchymzellen eingedrungen sind, zu liegen kommen.

Die indifferente Keimdrüse erfährt jetzt noch zwei wesentliche Veränderungen. a) In ihrem Inneren bildet sich ein Hohlraum aus, die primäre Genitalhöhle (Fig. 6—8, Gh. I). Die solide, strangförmige Keimdrüsenanlage wird dadurch zu der ausgehöhlten spindelförmigen Keimdrüse, deren Wand durch das Keimepithel gebildet wird. b) In gewissen gleichmässigen Abständen voneinander (so dass der Eindruck einer segmentalen Anordnung zustande kommt) wachsen von der Basis der Keimdrüse aus pfropfenartige kompakte Zellstränge in die primäre Genitalhöhle hinein: die Sexualstränge (Fig. 6—10, S. strg.). Das Material, welches zur Bildung dieser Stränge dient, stammt vom Urnierenblastem ab. Doch wachsen nicht kompakte Stränge vom Nierenblastem aus in die Keimdrüse hinein, sondern es lösen sich einzelne Zellelemente oder locker miteinander verbundene Gruppen von solchen, von diesem Blastem ab, wandern nach der Keimdrüse hin und verdichten sich dort zu den Geschlechtssträngen.

Solange die Keimzellen stark mit Dotter beladen sind, teilen sie sich nur höchst selten. Wenn aber die Keimdrüsen die zuletzt

geschilderte Ausbildung erlangt haben, dann sind auch die Dottermengen fast vollständig aufgelöst, und es setzt nun eine rege Vermehrung der Keimzellen durch mitotische Teilung ein. (Amitotische Zellteilung konnte nie beobachtet werden.)

Eine voll entwickelte indifferente Keimdrüse besitzt also den folgenden Bau: Ein einschichtiges Keimepithel begrenzt einen zentralen Hohlraum, den primären Genitalraum, in welchen vom Aufhängeband her in regelmässigen Abständen hintereinander liegende solide Zellpfropfen, die Geschlechtsstränge der Urniere (oder Sexualstränge), hineinragen.

b) Das Ovar.

Die weibliche Keimdrüse bildet sich durch gleichmässige Fortentwicklung der indifferenten Keimdrüse.

Infolge der raschen Vermehrung der Keimzellen wird das Keimepithel bald mehrschichtig. Bei 30—35 mm langen Larven kann man zum erstenmal beobachten, dass Keimzellen, die durch Teilung aus derselben Mutterzelle hervorgegangen sind, es unterlassen, sich gegeneinander abzurunden. Um sie herum bildet sich eine eng anliegende Hülle aus, ein Follikelepithel (Fig. 11, F).

Die solchermassen vereinigten Keimzellen führen zunächst noch eine grössere oder kleinere Anzahl von Teilungen aus, wobei die Elemente jedes Follikels oder Einestes immer gleichzeitig die Kernspindel ausbilden. Dann treten sie in das Wachstumsstadium ein.

So hat sich z. B. in den Keimzellkernen der drei Einester, welche auf der Fig. 11 zu sehen sind, das Chromatin zum synaptischen Knäuel kondensiert.

Zuerst pflegen sich Einester am Scheitel der Keimdrüse (d. h. in demjenigen Teile des Keimepithels, welcher dem Aufhängeband gegenüber liegt) auszubilden (Fig. 11). Nach einiger Zeit nehmen sie aber fast die ganze tiefere Zone des Keimepithels ein, während gewöhnliche, freie Vermehrungszellen nur noch am äussersten Rande desselben aufzufinden sind (Fig. 12 und 13).

Sobald die Elemente eines Einestes die sämtlichen Stadien der Pseudoreduktion durchlaufen haben, beginnen somatische Elemente, Stütz- und Follikelzellen, zwischen sie hinein zu wuchern. Das Einest löst sich infolgedessen auf, und eine jede

Wachstumszelle erhält eine eigene, aus zwei Schichten bestehende Umhüllung. Im Plasma dieser isolierten Oozyten setzt nun eine rege Dotterbildung ein (Fig. 13, Eiz), die ein rasches Anwachsen sowohl der einzelnen Keimzellen, als auch der ganzen Keimdrüse zur Folge hat.

In Textfig. C 1 sind die Keimdrüsen eines eben metamorphosierten Weibchens dargestellt. Kurz nach der Metamorphose pflegt die Dotterbildung einzusetzen, und wie Textfig. C 3, welche bei gleicher Vergrösserung die Keimdrüsen eines Weibchens 47 Tage nach der Metamorphose wiedergibt, dartut, wachsen die Ovarien sehr rasch heran.

Die Geschlechtsstränge sind nur im männlichen Geschlecht dazu bestimmt, eine wichtige Rolle zu spielen. Dagegen kommt im weiblichen Geschlecht den Veränderungen, welche sie durchmachen, keine prinzipielle Bedeutung zu.

Zur selben Zeit, da sich im Keimepithel die ersten Einester bilden, treten in jedem Sexualstrang einige Spalträume auf, die sekundären Genitalhöhlen (Fig. 11, Gh. II). Indem diese gegen die Metamorphose hin miteinander verschmelzen, entsteht in jedem Geschlechtsstrang eine einheitliche Höhlung, die Ovarialtasche (Fig. 12). Nach der Metamorphose bilden sich die Geschlechtsstränge wieder zurück, und schliesslich bleibt nur ein unscheinbares Gebilde, das Rete ovarii, übrig.

Für die Ovarialentwicklung ist charakteristisch: 1. das periphere Keimepithel, 2. das frühzeitige Eintreten von Keimzellen in die Wachstumsperiode.

c) Der Hoden (direkte Entwicklung).

Die Hodenentwicklung verläuft nicht im Sinne einer Fortentwicklung der in der indifferenten Keimdrüse hergestellten Verhältnisse. Sie setzt ein mit einem charakteristischen Umwandlungsprozess, einer Verlagerung der keimbereitenden Stätten.

Auf einem Stadium, auf welchem im weiblichen Geschlecht das Keimepithel noch einschichtig ist, verlassen im männlichen Geschlecht die Keimzellen ihren ursprünglichen Sitz, durchqueren den primären Genitalraum und treten auf die Geschlechtsstränge über (Fig. 22, 24—26). Auf ihrer Wanderung bleiben sie umhüllt von einer Schicht von Stützzellen (Fig. 21 und 23). In kürzester Frist haben die sämtlichen Keimzellen das Keimepithel verlassen,

so dass lediglich nur noch das einfache Peritoneum aussen zurückbleibt (Fig. 29—31). Sie lagern sich den Geschlechtssträngen auf, können aber auch mehr oder weniger tief in deren Inneres hineindringen.

Bald nach dem Übertreten der Keimzellen sieht man zwischen dem kompakten Kern von Sexualstranggewebe und der Keimzellen führenden Aussenschicht unregelmässig begrenzte Spalträume auftreten; das sind die Anlagen der Ampullenhohlräume (Fig. 30 und 31). Indem sich die Aussenschicht immer stärker abhebt, gewinnen diese Ampullenhöhlen mehr und mehr den Charakter von radiär verlaufenden Kanälchen und bleiben nur mit dem einen schmalen Ende mit den Geschlechtssträngen in Verbindung (Fig. 33 und 34, Amp. h.). Damit haben die Hodenampullen oder Samenkanälchen im wesentlichen ihren definitiven Zustand erreicht.

Bis zum 4. Sommer wachsen nun die Hoden gleichmässig heran. Die Ampullen werden unterdessen zu den bekannten schlauchförmigen und gewundenen Samenkanälchen, während sich die Keimzellen ziemlich rasch vermehren. Dann endlich sehen wir die Keimzellen dieselben Veränderungen durchmachen, welche uns in der Ovarialentwicklung schon auf einer viel früheren Stufe begegnet sind: indem von einem bestimmten Zeitpunkt an die aus einer einzigen Zelle hervorgehenden Tochterzellen miteinander vereinigt bleiben, bilden sich die Spermatozysten (Fig. 38, Sp. cyst.), welche den Einestern der Weibchen entsprechen. Nach einer beschränkten Zahl von Vermehrungsteilungen treten auch die Elemente dieser Spermatozysten in die Wachstumsperiode ein, indem sie die charakteristischen Chromatinfiguren der verschiedenen Pseudoreduktionsphasen ausbilden (Fig. 38).

Während im weiblichen Geschlecht das Urnierenblastem sehr bald aufhört, Zellmaterial nach der Keimdrüse hin abzugeben, lagern sich beim Männchen bis zur Metamorphose, oder auch noch einige Zeit darüber hinaus, fortwährend neue Blastemzellen an die fünf bis sieben Geschlechtsstränge an, welche im Hodenteil der jungen Keimdrüse liegen (diejenigen, welche auf die sterilen Abschnitte, Fettkörper und Epigoniumentfallen, erfahren keine Weiterentwicklung). Infolgedessen erfahren sie eine äusserst kräftige Entfaltung und lassen ein Wachstum nach zwei Seiten hin erkennen.

Einerseits verstärken sich die innerhalb der Keimdrüse liegenden Stränge und setzen sich miteinander in Verbindung,

indem von ihren distalen Enden ausgehende Äste einander entgegenwachsen. Auf solche Weise wird der den Hoden der Länge nach durchziehende Zentralstrang gebildet (Textfig. A, Fig. 34, Z. strg.).

Andererseits rücken die Geschlechtsstränge nicht mehr im selben Maße in die Keimdrüse hinein, als ihnen neues Bildungsmaterial zugeführt wird. Deshalb sehen wir ihre proximalen Enden aus dem Mesorchium heraus und dem Strom der Nierenblastemzellen entgegen wachsen (Fig. 32). Schliesslich verbinden dann zusammenhängende, solide Stränge den Hoden mit dem Urnierenblastem (resp. mit dem medialen Rand der Urniere). Dem Zentralstrang entsprechend wird auch am medialen Nierenrand eine Längsverbindung hergestellt, die Anlage des späteren Nierenrandkanals.

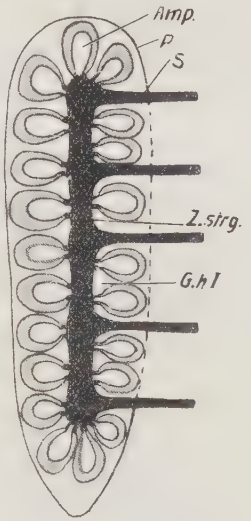

Fig. A.
Amp. = Ampulle; S. = Sexualstrang; Z. strg. = Zentralstrang; G. h. I. = primäre Genitalhöhle; P. = Peritoneum.

Indem sich schliesslich das ganze System der Geschlechtsstränge aushöhlt, wird der Zustand erreicht, wie er aus der Anatomie des Froschhodens wohlbekannt ist. Aus dem Zentralstrang geht nur selten vorübergehend ein Zentralkanal hervor; meist bildet er sich direkt in das reich verästelte Hodennetz (Rete vasculosum Halleri) um. Die Verbindungsstränge zwischen Hoden und Urniere werden zu den Vasa efferentia testis, welche am medialen Rand der Niere durch die zweite Längskommunikation, den Nierenrandkanal, miteinander verbunden werden (Fig. 35).

Die Samenkanälchen haben während all dieser Vorgänge ihre Verbindung mit den Geschlechtssträngen stets beibehalten. Schliesslich sitzen sie dann den Hauptkanälchen des Hallerschen Netzes vermittels kurzer Verbindungsstücke, den Nebenkanälchen (die ebenfalls aus dem Gewebe der Geschlechtsstränge hervorgehen), auf (Fig. 35 und 36). Die Lumina der Samen- und Nebenkanälchen kommunizieren aber nicht miteinander, sondern bleiben bis zum Eintritt der Geschlechtsreife voneinander getrennt (vergl.

Fig. 37, welche eine Ampulle mit dem anschliessenden Nebenkanälchen aus dem Hoden eines $2^1/_4$jährigen Fröschchens darstellt).

Für die Hodenentwicklung ist charakteristisch: 1. die zentrale Lage der keimbereitenden Stätten (Urogenitalverbindung), 2. das späte Eintreten eines ersten Satzes von Keimzellen in die Wachstumsperiode.

d) Indirekte Hodenentwicklung. (Umwandlung von Ovarien in Hoden.)

Die Keimdrüsen der Männchen von Rana temporaria entwickeln sich grösstenteils — in der freien Natur wohl ausschliesslich — in indirekter Weise, indem, ausgehend vom Zustand der indifferenten Keimdrüse, zuerst die für das Ovar charakteristischen Merkmale sich ausbilden und erst später die Umwandlungsvorgänge einsetzen, welche schliesslich zur Entstehung der Hoden führen. Je nachdem diese Umwandlungsprozesse früher oder später beginnen, ergeben sich bei mikroskopischer Betrachtung recht verschiedene Bilder; prinzipiell handelt es sich aber stets um dieselben Erscheinungen.

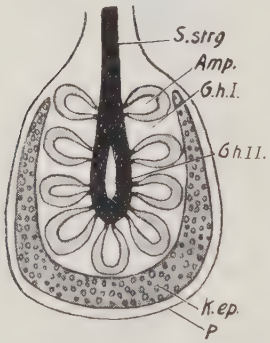

Fig. B.
S. strg. = Sexualstrang; G. h. I. = primäre Genitalhöhle; G. h. II. = sekundäre Genitalhöhle; Amp. = Hodenampullen; K. ep. = weibliches Keimepithel; P. = Peritoneum.

Bei einem Pflügerschen Hermaphroditen verdickt sich zunächst, gleich wie bei richtigen Weibchen, das einschichtige Keimepithel der indifferenten Keimdrüse. Dann bilden sich Einester aus, deren Elemente die Pseudoreduktion durchmachen, später isoliert werden und Dotter zu bilden beginnen.

Bald früher, bald später lösen sich aber einzelne Vermehrungszellen oder ganze Stränge von solchen vom Keimepithel ab und wandern in die Geschlechtsstränge ein (Fig. 42 und 43). In vollkommen analoger Weise wie bei der direkten Hodenentwicklung bildet sich nun auch hier im Zentrum der Keimdrüse ein typischer Hoden mit Samenkanälchen und Reteapparat aus.

Aber der junge Hoden ist in diesem Falle nicht bloss von einem dünnen Peritoneum umhüllt, sondern an seiner Peripherie liegt ein wohlausgebildetes weibliches Keimepithel mit Einestern und Wachstumszellen (Textfig. B, Fig. 39 und 40).

Während im Keimepithel der typischen Ovarien sich nie die sämtlichen Keimzellen in Oozyten verwandeln, vielmehr stets ein Rest von unveränderten, peripher gelegenen Vermehrungszellen übrig bleibt (Fig. 13), treten bei den Tieren mit indirekter Hodenentwicklung die sämtlichen Keimzellen, soweit sie nicht in die Geschlechtsstränge eingewandert sind, in das Wachstumsstadium ein.

Im Laufe einer weiteren Entwicklung sieht man die Hodenanlage sich immer mächtiger entfalten, während die peripher gelegenen weiblichen Elemente bald früher, bald später einer Degeneration anheimfallen und schliesslich spurlos verschwinden. Nur in seltenen Fällen kommt es vor, dass auch zur Zeit der Geschlechtsreife noch beiderlei Keimzellen in einer Drüse vorhanden sind, oder dass sogar ein und dasselbe Tier beiderlei Geschlechtsprodukte zur Reife bringt.

II. Beschreibender Teil.

A. Bildung und Entwicklung der indifferenten Keimdrüse.

Allen (1907), King (1908) und Kuschakewitsch (1908, 1910) haben in den letzten Jahren übereinstimmend mitgeteilt, dass bei Batrachiern die Keimzellen zuerst im Entoderm nachzuweisen sind; und zwar liegen sie dann in der jungen Larve dem hinteren Teil des Entoderms als „dorsale Dotterleiste“ auf (Fig. 1). Während nun im folgenden die Seitenplatten, die bis jetzt durch einen weiten Abstand voneinander getrennt waren, medianwärts einander entgegenwachsen, trennt sich die Dotterleiste vom Darm ab. Die Seitenplatten drängen sich zwischen beide hinein und wenn sich schliesslich ihre Ränder aneinander gelegt haben und das Mesenterium bilden, dann finden wir die frühere Dotterleiste als mediane und unpaare Keimzelleiste über der dorsalen Wurzel des Mesenteriums liegen (Fig. 2). Wie sich nun dieser Keimzellstrang abflacht und zweiteilt, wie die paarigen Stränge seitwärts auseinander rücken und im weiteren die Keimdrüsenanlagen sich bilden, das hat Bouin in meisterhafter Weise geschildert.

Über die topographischen Verhältnisse während der Zeit dieser ersten Entwicklungsvorgänge sind wir also bereits gut unterrichtet, und ich kann mich im folgenden wesentlich auf die Erörterung einiger noch nicht genügend aufgeklärter Probleme beschränken. Vor allem wird es sich dabei um die Frage handeln, ob die Dotterleiste sich aus Zellen zusammensetzt, die sich von allen anderen Entodermzellen dieser Entwicklungsstadien spezifisch unterscheiden, und ob während der folgenden Zeit neue, sekundäre Keimzellen (mesodermaler Herkunft) dazu kommen oder dazu kommen können.

Die Vorgänge dieser ersten Entwicklungsphasen spielen sich in der Kälte und in der Wärme in gleicher Weise ab. Der folgenden Darstellung sind Schnitte durch Larven aus der Kultur A 21 zugrunde gelegt; einzig die Zeichnungen für das erste Stadium (Fig. 1 und 53) sind nach einem Tier aus der Kultur A 15 hergestellt.

Embryo 4 (4,5) mm, 3½ Tage (Kultur A 15, Fig. 1 und 53). Fig. 1 gibt eine Übersicht der Verhältnisse, wie sie sich auf einem Schnitt durch die Gegend zwischen 300 und 350 μ vor der Einmündung der Vornierengänge in die Kloake zeigen. Die uns hier interessierende Dotterleiste nimmt fast den ganzen zentralen Raum unter der Chorda ein, während die Vornierengänge, die Kardinalvenen und die kaum ausgehöhlten Seitenplatten lateral, zum Teil direkt an das äussere Keimblatt grenzend, zu finden sind. Von der Stelle aus, wo Splanchnopleura und Somatopleura ineinander übergehen, zieht sich beiderseits ein Strang von nur locker aneinander gefügten Zellen der Oberfläche des Entoderms entlang nach der zentral gelegenen Aorta hin. Inwieweit diese Zellen später sich den Seitenplatten angliedern oder aber zur Bildung von Axialmesenchym und Nierenblastem verwendet werden, habe ich nicht untersucht. Jedenfalls aber gehen aus ihnen nicht, wie Dustin das angibt, die Keimzellen hervor.

Zu dieser Zeit sehen die Zellen der drei Keimblätter und der Dotterleiste noch sehr gleichartig aus. Sie unterscheiden sich eigentlich nur durch den verschiedenen Grad der Dotterauflösung. In Ektoderm, Nervenrohr und Vornierengängen ist diese am weitesten vorgeschritten. Hier finden sich darum regelmässig abgerundete Kerne, die nach Ehrlich-Eosinfärbung als verhältnismässig helle, blaue Bläschen mit schön ausgebildetem

Chromatingerüst und ein bis zwei kirschroten Nukleolen sichtbar sind. Weniger stark ist der Dotter in den Rumpfsegmenten und den Seitenplatten aufgelöst. Unter dem Druck der Dotterplättchen nehmen die Kerne eine mehr oder weniger unregelmässige Form an, erscheinen kompakter und daher auch dunkler gefärbt (Fig. 53a). Die grössten Dotterkörner schliessen aber die Zellen des Entoderms ein. Sie sind direkt damit vollgepfropft und die Kerne werden durch sie vollständig verzerrt und zerdrückt. Oft erinnert die Form dieser Kerne an die Gestalt von Amoeben, die in starker Pseudopodienbildung begriffen sind. In der Mitte liegt der Nukleolus, umgeben von ein paar Strängen des vollständig deformierten Chromatingerüstes, die sich als dünnere Fäden und Zipfel (aber immer umgeben von der Kernmembran) auch zwischen die grossen Dotterkörner hinausziehen. Die solchermassen auf den engsten Raum zusammengepressten Kerne färben sich fast schwarz. Die Fig. 53 zeigt eine solche Zelle aus der Dotterleiste; ich habe diejenige ausgewählt, in welcher der Kern am wenigsten deformiert war.

Zytologisch ist zwischen Zellen der Dotterleiste und des übrigen Entoderms kein Unterschied zu konstatieren. Darum ist auf diesem Stadium auch keine bestimmte Umgrenzung des Keimmaterials möglich. Einige Anhaltspunkte kann höchstens die Verteilung des Pigments geben, das, wie es sich bei diesen und auch bei allen älteren Tieren zeigt, in gewisser Beziehung zur Dotterresorption stehen muss. Es will nun scheinen, dass in der Dotterleiste die Auflösung der Plättchen wenigstens in dieser Zeit kurz vor der Lostrennung der Keimzellen intensiver vor sich geht, als im angrenzenden Entoderm. Oft kann man daher schon bei schwacher Vergrösserung die bräunliche Dotterleiste ziemlich scharf vom eosinrot sich färbenden Entoderm sich abheben sehen. Bei starker Vergrösserung lässt sich dann mit Deutlichkeit ein Pigmentstreifen erkennen, der an der Basis der Dotterleiste verläuft. Eine scharfe Unterscheidung zwischen Keimzellen und definitivem Entoderm ist aber nicht auf allen Schnitten möglich.

Larve 3 (10) mm, 3 ½ Tage (Fig. 2 und 54). Die Dotterleiste hat sich vollständig abgetrennt und die Keimzellen liegen nun in Form eines einfachen Stranges dorsal über der Wurzel des Mesenteriums. Zwar sind auch jetzt noch die sämtlichen

angrenzenden Gewebe, Cölomepithel, axiales Mesenchym, Blutgefässwandungen und Blutkörperchen stark mit Dotterplättchen beladen; doch sind diese sämtlich in rascher Auflösung begriffen; sie sind klein geworden und färben sich mit Eosin kaum mehr. Bei schwacher Vergrösserung sieht man sie daher gar nicht und der Keimzellstrang, der ausser dem Entoderm einzig noch grosse, stark eosinophile Dotterplättchen führt, erscheint scharf umgrenzt zwischen den anderen Geweben liegend.

Nach Bouin sollten sich auf diesem Stadium sowohl Zellen des Cölomepithels als auch solche des anliegenden Mesenchyms in Keimzellen umwandeln. Alle späteren Untersucher haben nichts derartiges festgestellt und bestreiten die Richtigkeit von Bouins Angaben. Da Bouin die Einwanderung der Keimzellen vom Entoderm her nicht beobachten konnte (er zieht aber die Existenz einer solchen in Erwägung), so ist es begreiflich, dass er auf den Gedanken kam, die Keimzellen würden an dieser Stelle erst gebildet. Tatsächlich enthalten auch die verschiedenen Körperzellen, welche dem Keimzellstrang dicht anliegen, mehr Dotter als irgendwelche anderen mesodermalen Elemente. Ebenso kann man feststellen, dass die Keimzellen, welche am wenigsten Dotter führen, am Rande des Stranges liegen. Diese Verhältnisse sind aber nur ein Ausdruck für die Tatsache, die wir auch weiter noch werden beobachten können, dass die Geschwindigkeit der Dotterresorption in einer Zelle in hohem Maße abhängig ist von der Natur (besonders dem Dottergehalt) der sie umgebenden Zellen. Wie aus Fig. 54, welche ein Stück des Peritoneums und eine darüber liegende Keimzelle darstellt, ersichtlich ist, sind die Unterschiede zwischen Keimzellen und Somazellen so grosse, dass von Übergängen zwischen beiden nicht die Rede sein kann.

Die Dotterkörner des Entoderms scheinen, nach der Menge des vorhandenen Pigments zu schliessen, jetzt in lebhafter Auflösung begriffen zu sein, wogegen dieser Prozess in den Keimzellen sich offenbar etwas verlangsamt hat. Die letzteren scheinen überhaupt eine kleine Ruhepause durchzumachen und bleiben zunächst träge an der eingenommenen Stelle liegen. Manche ihrer Dotterplättchen sind bedeutend kleiner geworden und infolgedessen haben die Kerne eine etwas regelmässigere Gestalt angenommen (Fig. 54). Hingegen unterscheiden sich diese Kerne meistens auch jetzt noch nicht im geringsten von denen der

Mesenchym- oder denen der Entodermzellen. Die Kerne des Peritoneums erscheinen durchweg ein wenig abgeflacht, stehen aber an Grösse den anderen kaum nach.

An den am weitesten seitwärts gelegenen Keimzellkernen kann man schon jetzt hie und da eine schwache Aufhellung bemerken, womit ein Vorgang eingeleitet wird, den wir im folgenden näher zu verfolgen haben werden.

Ausdehnung und Lage des unpaaren Keimzellstranges betreffend, habe ich an Längs- und Querschnitten durch etwas ältere Larven, bei denen sich der Strang in der Mitte bereits ziemlich abgeflacht hatte, folgende Maße erhalten:

Körperlänge	3500 μ
Abstand zwischen der Mündung der Vornierengänge in die Kloake und dem hinteren Ende des Keimzellstranges	242 μ
Länge des Keimzellstranges	605 μ
Grösste Breite des abgeplatteten Stranges	132 μ
Mittlere Dicke (Höhe) des abgeplatteten Stranges	22 μ
Abstand zwischen den vordersten Keimzellen und den Vornieren über	600 μ

Zahl der Keimzellen 60—80.

Larve 3,5 (12) mm, 5 Tage (Fig. 3 und 55). Schon auf Fig. 2 sieht man, dass sich die beiden Kardinalvenen (wie auch die Vornierengänge) der Sagittalebene bedeutend genähert haben. Die Fig. 3 zeigt nun, wie sie bei unserem 5 Tage alten Tiere zur hinteren Hohlvene (Vena cava inferior, pars posterior) verschmelzen. Diese Vereinigung schreitet von vorne nach hinten fort, und wie unsere Figur zeigt, beginnt sie auch immer an den dorsalen Partien. Verfolgt man bei einer Larve, wie der hier vorliegenden, die ganze Serie der Schnitte in der Keimzellenregion, so findet man daher zu hinterst noch zwei getrennte Venen. Die Verhältnisse in der Mitte sind durch Fig. 3 veranschaulicht; weiter nach vorne wird die Vereinigung der Gefässe eine vollständige. Parallel mit dieser Verwachsung geht die Teilung des Keimzellstranges. Hinten finden wir noch den unpaaren Strang, eingeklemmt zwischen den beiden Venenästen. In der Mitte bilden die Keimzellen eine flache, meist ein- bis zweischichtige Platte, die bereits zweigeteilt sein kann (Fig. 3). Einige Keimzellen finden sich dann aber meist noch an der

Wurzel des Mesenteriums oder im Winkel, den die beiden, noch nicht verschmolzenen medianen Wände der Venen miteinander bilden. Am weitesten kranialwärts, wo die unpaare Vene den ganzen Raum bis zum Mesenterium hin einnimmt, sind die Keimzellen vollständig seitwärts auseinander gewichen und hangen, umhüllt vom Peritoneum, frei in die Leibeshöhle hinein.

Bestehen zwischen den beiden Vorgängen, Venenverschmelzung und Spaltung des unpaaren Keimzellstranges, irgendwelche kausalen Zusammenhänge? Seit man auf die ausgedehnten Wanderungen, welche die Keimzellen der meisten Wirbeltiere machen, um an ihren Bestimmungsort zu gelangen, aufmerksam geworden ist, haben schon verschiedene Autoren (Beard, Allen, King, Rubaschkin, von Berenberg-Gossler) das Problem der mechanischen Erklärung dieses Vorganges erörtert. Nach Beard soll den Keimzellen der Selachier die Fähigkeit zu amöboider Fortbewegung zukommen; von Berenberg dagegen gibt an, dass die Urgeschlechtszellen des Huhnes dadurch in den Genitalbezirk gelangen, „dass sie mit einem grösseren Komplex der Visceralplatte des Mesoderms, infolge des Schlusses der Darmrinne und der Bildung des Mesenteriums, um den Coelomwinkel herumgeschoben werden". Es scheint aber, dass die mannigfachen Erscheinungen, mit denen wir besonders durch die neueren Arbeiten von Allen und Rubaschkin bekannt geworden sind, nur durch die Annahme einer Eigenbewegung der Keimzellen erklärbar sind.

Immerhin ist es jedenfalls bemerkenswert, dass bei einer Larve von Rana esculenta[1]), bei welcher abnormerweise weder Kardinal- oder Hohlvenen, noch Aorta ausgebildet worden waren, auch die Teilung des Keimzellstranges unterblieben war. Dieser hatte seine unpaare mediane Lage beibehalten (er lag also an der Stelle, wo normalerweise die Vena cava inferior liegt), während im übrigen das Tier sich, soweit ich das beurteilen konnte, ganz normal weiter entwickelt hatte.

Wenden wir uns zur Betrachtung der zytologischen Verhältnisse, dann fallen uns gleich zwei wichtige Veränderungen auf. Während bei den $3^1/_2$ Tage alten Tieren noch fast alle Zellen Dotter führten, finden wir jetzt ausser in den Keimzellen, die sich in dieser Hinsicht nur wenig verändert haben, nur noch ver-

[1]) Das Präparat gehört Herrn Doms, der die Freundlichkeit hatte, mir seine Serienschnitte von Esculentalarven zur Verfügung zu stellen.

einzelte Dotterplättchen vor. Auch das Entoderm hat fast seinen ganzen Dottervorrat aufgebraucht und in seinen Zellen liegt, vor allem auf der dem Darmlumen zugewendeten Seite, ein besonders reichliches Pigment angehäuft. Die Kerne haben sich abgerundet, haben aber sonst keine Veränderungen erfahren.

Die Verhältnisse in den Keimzellen sind aus der Fig. 55 ersichtlich. Die Dotterresorption ist auch hier im Gange, doch geht sie relativ langsam vor sich; Pigment ist nur spärlich vorhanden. Die wichtigsten Veränderungen bemerken wir am Kern. Sein Volumen hat sich merklich vergrössert, das Chromatinnetz hat sich gelockert und ist äusserst feinfädig geworden. Färberisch verhalten sich jedoch diese zarten Fäden noch ähnlich wie die früheren, starken Chromatinbalken. Sie nehmen bei der Ehrlich-Eosin-Färbung einen rein blauen Ton an, d. h. sie sind noch basophil.

Auf diesem Stadium ist eine Verwechslung der Keimzellen mit begleitenden Zellen mesodermaler Herkunft ausgeschlossen, und das um so mehr, als die Kerne der letzteren, im Gegensatze zu den Keimzellkernen, im Gebiete der Keimzellgruppen — später der Keimdrüse — sich regelmässig stark verkleinern (vergl. die Fig. 55—58 mit der Fig. 54; die Fig. 4 und 5 zeigen auf den ersten Blick, dass sich diese Kerne tatsächlich verkleinern; die des Nierenblastems haben ihre frühere Grösse ziemlich genau beibehalten).

Larve 4,5 (14) mm, 7 Tage (Fig. 4 und 56). Die paarigen Keimdrüsenanlagen haben sich gebildet. Die Keimzellen liegen, vermischt mit kleinen somatischen Elementen, in einer Falte des Cölomepithels. Die Anlagen sind im Begriffe, sich abzuschnüren und an ihrer Basis ein Aufhängeband zu bilden.

Es ist nicht leicht, sich ein Urteil über die Herkunft der somatischen Bestandteile, die sich zwischen den Keimzellen befinden, zu bilden. Möglichkeiten sind zwei vorhanden: es kann sich um Mesenchymzellen handeln, oder es sind eingewanderte Abkömmlinge des Cölomepithels. Für die letztere Auffassung würden Bilder, wie Fig. 4 (bei a) sprechen, wo offenbar Epithelfalten zwischen den Keimzellen eingeklemmt liegen. Auf früheren Stadien habe ich nie ein Eindringen von solchen Zellen beobachten können; vielmehr ist das einschichtige Epithel, welches sich dann immer über den ventralen Rand der Keimzellstränge hinwegzieht,

ziemlich straff angespannt, und jederzeit vollkommen intakt. Dagegen kann man, wie auch andere Autoren berichtet haben, bereits zwischen die Keimzellen des medianen, unpaaren Keimzellstranges vereinzelte Mesenchymzellen, oder Stränge von solchen, sich einzwängen sehen. Bei der Seitwärtswanderung ergibt sich für die Keimzellen natürlich dann genügende Gelegenheit, sich mit Mesenchymzellen zu vermischen, und in der Folge sieht man noch weitere Elemente in die Keimdrüse einwandern, die sicher auch gleichen Ursprungs sind. Es scheint also, dass sich an der Bildung des Stützgewebes der Keimepithelien Mesenchymzellen und Abkömmlinge des Peritoneums in gleicher Weise beteiligen können.

Betrachten wir die Keimzellen dieses Stadiums bei starker Vergrösserung, dann sehen wir, dass die Dotterauflösung bedeutende Fortschritte gemacht hat. Viele Dotterkörner sind offenbar bereits verschwunden und andere zeigen die typische geringe Färbbarkeit mit Eosin, die vor der vollständigen Auflösung immer auffällt. Die Fig. 56 zeigt die Zelle b der Fig. 4 bei stärkerer Vergrösserung (ein optischer Schnitt). Es ist nun wirklich auffällig, dass die Dotterresorption da am weitesten vorgeschritten ist, wo die Zelle an andere Gewebsteile, besonders an dotterärmere (Stützgewebe), angrenzt; während an der Aussenseite, wo einzig noch das ganz dünne Cölomepithel der Zelle aufliegt, in dem sich jedenfalls kaum ein merklicher Stoffumsatz geltend macht, die Dotterkörner überhaupt noch keine Veränderung zeigen. Der Umstand, dass sich die Pigmentkörnchen an der inneren Zellwand besonders reich angehäuft haben, lässt vielleicht auf Diffusionsströme schliessen, die nach dem Inneren der Keimdrüse gerichtet sind.

Eine interessante Veränderung haben die Kerne der Keimzellen erfahren. Das Kernbläschen hat sich noch weiter vergrössert, und das Chromatinnetz ist noch lockerer geworden. Der auffallendste Unterschied kommt aber in der Färbbarkeit des letzteren zum Ausdruck. Während sich nach der Ehrlich-Eosinfärbung bis jetzt das Chromatin tiefblau gefärbt hatte, nimmt es nun den basischen Farbstoff gar nicht mehr an und färbt sich einzig noch mit Eosin (auf den einfarbigen Figuren kommt dieser Unterschied natürlich verhältnismässig schlecht zum Ausdruck). Der Nukleolus verändert dabei seine Färbbarkeit gar nicht, er

erscheint nach wie vor fast rein rot. Die Fäden, welche das Chromatinnetz bilden, sind sehr locker geworden und scheinen sich oft in Körnchen oder kurze Fädchen aufzulösen. Nicht selten ist das Netz zerrissen oder fehlt im Zentrum des Bläschens überhaupt ganz; um so regelmässiger ist es aber an seiner Peripherie ausgebildet und ist daher auf Anschnitten von Kernen am deutlichsten zu sehen.

Während die Kerne von Stützzellen, welche auf der Fig. 55 wiedergegeben sind, zufällig sämtlich mittelgrosse oder kleine sind, gehören die auf der Fig. 56 zu den grössten, die jetzt überhaupt noch vorkommen.

Wie man leicht ersieht, sind die Unterschiede zwischen Keimzellen und Stützzellen (welch letztere übrigens nur selten Zellmembranen erkennen lassen), ganz enorm und schon bei den schwächsten Vergrösserungen in die Augen springend. Wenn daher irgend wann und an irgend welcher Stelle eine Neubildung von Keimzellen aus somatischen Elementen stattfinden soll, dann müssen auch unzweifelhaft Übergangsglieder nachgewiesen werden können. Für die Stadien, welche dem hier beschriebenen vorausgehen, ist eine derartige Umwandlung, wie oben bereits erwähnt, nur von Bouin behauptet worden; gleich wie alle anderen bisherigen Untersucher haben wir das ablehnen müssen. Für die nun folgenden Stadien hingegen ist die Bildung von sekundären Keimzellen von den meisten neueren Untersuchern angenommen worden. Eine Ausnahme macht H. King, die sich aber speziell nur mit der Zytologie der Eibildung beschäftigt hat. Allen hat über so späte Stadien nicht berichtet.

Eine Umwandlung von „Paragonien“ in Keimzellen wollte Kuschakewitsch bereits in den Keimdrüsen von Rana esculenta gefunden haben, deren Ausbildungsgrad ziemlich genau dem der eben betrachteten entspricht. Demgegenüber muss ich betonen: Die Unterschiede zwischen Körper- und Keimzellen, wie sie auf der Fig. 4 und den nächstfolgenden (5 und 6) zum Ausdruck kommen, sind keineswegs übertrieben; vielmehr heben sich die beiden Zellsorten in den Präparaten vermöge der verschiedenen Färbbarkeit ihrer Bestandteile noch besser voneinander ab. Die dargestellten Differenzen findet man in gleicher Weise in jedem Schnitt der vollständigen Serien. Von Umwandlungsformen kann also in keinem Falle die Rede sein.

Ein untrügliches Erkennungszeichen der Keimzellen bilden die auch jetzt noch zahlreichen Dotterkörner, welche eine jede von ihnen führt, während sonst im ganzen Embryo solche nicht mehr zu finden sind, auch nicht im Entoderm.

Wie erklären sich aber die Beobachtungen von Kuschakewitsch? —Vor allem muss gesagt werden, dass Kuschakewitschs Fig. 13, auf die sich seine Darstellung ja stützt, keineswegs überzeugend ist, Zelle b ist jedenfalls eine Keimzelle und ist als solche nicht denkbar als eine spätere Umwandlungsstufe von Zelle a; allein schon deshalb nicht, weil sie Dotterplättchen enthält, während solche der anderen fehlen. Und dass Dotter zu dieser Zeit neugebildet werde, nimmt ja Kuschakewitsch selber auch nicht an. Um eine Umwandlungsreihe kann es sich also von vornherein nicht handeln. Inwiefern im übrigen zu wenig differente Färbungen oder die Ungunst des Materiales an vielen Unklarheiten Schuld sind, entzieht sich meiner Beurteilung. Jedenfalls muss aber betont werden, dass ein getreues Bild der Histogenese der Keimdrüsen ohne ein entsprechend genaues Studium der zytologischen Verhältnisse nicht gegeben werden kann.

Zum Schluss muss ich noch einmal auf die Fig. 4 zurückkommen. Eingeklemmt zwischen Peritoneum und Vene sieht man dort in der Mitte zwischen Mesenterium und Keimdrüsenanlage eine Keimzelle (Kz.) liegen. Dass es sich wirklich um eine richtige Keimzelle handelt, kann im Hinblick auf ihren grossen oxychromatischen Kern und das reichliche, feingranulierte, eosinophile Plasma nicht fraglich sein, denn im ganzen übrigen Tier wird man ähnliche Zellen nicht finden können. Dieser Befund ist für uns in mancher Hinsicht von grossem Interesse. Vor allen Dingen fällt der vollständige Mangel an Dotterkörnern auf. Diese gleiche Beobachtung lässt sich auf diesem Stadium an jeder derartig liegen gebliebenen Keimzelle machen. Die Dotterplättchen, die natürlich ursprünglich auch hier vorhanden waren, sind also schneller aufgelöst worden, als in den übrigen Keimzellen. Den Grund für diese Erscheinung möchte ich auch hier in dem Umstande sehen, dass solche vereinzelte Zellen vollständig von dotterfreien Geweben umgeben sind, welche gewissermassen von diesen Vorräten zehren.

Die Vermutung liegt nahe, dass es sich bei solchen Nachzüglern immer um Zellen handelt, die, wie jene auf Fig. 3 angeschnittene, besonders lang zwischen den beiden Venenästen eingeklemmt, in der Mitte liegen geblieben waren.

Solche extraregionäre Keimzellen finden sich ab und zu bei Tieren aller Kulturen. Bei denen der einen Kältekultur sind sie aber besonders häufig anzutreffen, so dass sich über ihr späteres Verhalten wenigstens einiges aussagen lässt. Die Fig. 51 und 52 (Taf. III) sind nach Querschnitten durch eben metamorphosierte Fröschchen gezeichnet. Auf der Fig. 51 sieht man links und rechts vom Mesenterium die beiden Keimdrüsen (von der einen nur noch den epigonalen Abschnitt) liegen.

In der Mitte der darüber liegenden ventralen Venenwand zeigt sich eine Bindegewebsansammlung, die auch als dünnes Epithelium den extraregionären Keimzellstrang umhüllt, der auf diesem Schnitte seine stärkste Entfaltung erreicht hat. Wie man sieht, haben diese Keimzellen sogar eine beschränkte Teilungsfähigkeit bewahrt; eine der hier getroffenen ist eben in Teilung begriffen. Zwischen den Keimzellen sind keine Bindegewebselemente zu finden.

Mit einem wesentlich anderen Fall haben wir es bei Fig. 52 zu tun. Hier liegt an der Venenwand ebenfalls eine Bindegewebswucherung, welche noch vereinzelte Keimzellen enthält (Fig. 52 a, die Keimzellen sind schwarz eingezeichnet). Mehr interessiert uns eine andere Keimzelle, die wir in einer Falte des Cölomepithels liegend finden (Fig. 52 a, 52). Hier ist es also zur Bildung einer wirklichen akzessorischen Keimdrüsenanlage gekommen, die zwar im ganzen nur eine geringe Zahl von Keimzellen enthält, aber eine ganz beträchtliche Länge (350 μ) erreicht hat. Der Kern der getroffenen Keimzelle ist hufeisenförmig gebogen und in dem wiedergegebenen Schnitt sind nur seine beiden Zipfel enthalten. Das Plasma ist von einem reichlichen Pigment erfüllt.

Derartige akzessorische Keimdrüsenanlagen scheinen sich nur selten weiter zu entwickeln. Bis jetzt ist mir nur ein einziger derartiger Fall zu Gesicht gekommen. Es handelte sich dabei um ein Tier in derselben Kultur, das fast 4 Monate nach der Metamorphose fixiert worden war. Es besass drei gleich gut entwickelte Keimdrüsen, wovon die überzählige auch diesmal

zwischen der einen normalen und dem Mesenterium lag und erst da eine kräftigere Entfaltung gewann, wo die beiden anderen sich bereits zum Epigonium verjüngten.

Larve 4,5 (14,5) mm, 8 Tage (Fig. 5). Das Aufhängeband hat sich nun fertig gebildet, die Drüse hängt frei in der Leibeshöhle. Ausnahmsweise kann übrigens dieses Band auch erst sehr verspätet ausgebildet werden.

Bereits bei diesem 8 Tage alten Tiere sehen wir am Hilus Zellen mit stark färbbaren Kernen sich ansammeln. Wie spätere Stadien lehren, haben sie die Bedeutung von Sexualstrangzellen; indem sie sich enger zusammenschliessen, lassen sie später die Sexualstränge entstehen. Bestimmte Angaben über die Herkunft dieser Zellen sind auch auf diesem Stadium noch nicht zu machen. Doch ist es sehr wahrscheinlich, dass sie vom Nierenblastem (N. bl.) herstammen.

Larve 5 (15) mm 9 Tage. (Fig. 6 und 57). Zum erstenmal tritt hier eine (primäre) Genitalhöhle[1]) in Form eines kleinen, zentral gelegenen Spaltraumes auf. Damit können wir auch zum erstenmal von einem Keimepithel sprechen, welches hier noch als fast geschlossener Ring diese Genitalhöhle umgibt.

Nur an der Basis der indifferenten Keimdrüse, die hiermit gebildet worden ist, zwängt sich zwischen die Keimzellen ein weiteres neues Gebilde ein: die erste Anlage eines Sexualstranges (S. strg.). Die eingewanderten Zellen mit stark färbbaren Kernen haben sich im Hilus zu kompakten Gebilden kondensiert, die besonders darum als erste Anlagen der Geschlechtsstränge angesprochen werden müssen, weil sie beim Durchgehen der einzelnen Schnittreihen nur in bestimmten Intervallen angetroffen werden.

Bei starker Vergrösserung sieht man, dass die Dotterauflösung in den verschiedenen Keimzellen nicht ganz gleich weit vorgeschritten ist. In einzelnen Zellen sind immer noch scharf begrenzte Körner festzustellen, in anderen Fällen dagegen sind

[1]) Ich werde die von Kuschakewitsch eingeführten Bezeichnungen „primäre Genitalhöhle“ und „sekundäre Genitalhöhle“ beibehalten. Da erstere aber meist von einem Gallertgewebe erfüllt wird, ist diese Bezeichnungsweise nicht ganz zutreffend.

die Umrisse ganz verschwommen (Fig. 57). Mit Leichtigkeit ist aber die Anwesenheit von Dotterkörnchen sogar bei 12 und mehr Tage alten Tieren mittels der Heidenhainschen Eisenhämatoxylinfärbung festzustellen. Im übrigen haben sich die zytologischen Verhältnisse nicht wesentlich verändert. Die Kerne der Keimzellen nehmen jetzt oft eine längliche, nieren- oder hufeisenförmige Gestalt an (Fig. 57 zeigt Kern und Zelle quer getroffen).

Es ist hier der geeignete Ort, die Keimzellen gleich noch weiter zu verfolgen, denn bis sie in das Stadium der Pseudoreduktion eintreten, machen sie jetzt nur noch wenige Veränderungen durch. Bei mehr als 2 Wochen alten Tieren dieser Kultur finden sich einzelne Dotterplättchen nur noch ganz ausnahmsweise.

Solange die Keimzellen wandern und stark mit Dotter beladen sind, scheinen sie sich nur selten zu teilen. Ich habe nur ein einziges Mal kurz nach der Bildung der paarigen Keimdrüsenanlagen (bei einem Kältetier) eine Mitose in einer stark dotterhaltigen Zelle gesehen. Bei der hier betrachteten Kultur fand ich die erste Keimzellteilung in einem 11 Tage alten Tier, das nur noch geringe Dotterreste führte (Fig. 7). Nun aber setzt auch gleich eine sehr rege Vermehrung ein; doch wird der Charakter der ruhenden Keimzellen dadurch keineswegs verändert. Die Fig. 58 zeigt eine solche aus dem Hoden eines $2^1/_4$jährigen Ursprungtaler Fröschchens. Die Kerne haben jetzt meist eine langgestreckte Form, zeigen sich aber in ihrem färberischen Verhalten unverändert, d. h. sie sind immer noch oxychromatisch. Die Zahl der Nukleolen ist zwar zu keiner Zeit eine konstante, doch hat sie sich zweifellos mit der Zeit etwas vergrössert. Während in den besprochenen Stadien meist nur einer oder zwei vorhanden waren, zählt man jetzt drei, vier oder mehr. Das Chromatinnetz ist etwas kompakter geworden, und seine Stränge sind oft nach den Nukleolen hin orientiert. Das Plasma zeigt einen undeutlich wabigen Bau mit grösseren Maschen an der Peripherie und einer dichteren Zusammensetzung in der Nähe des Kernes.

Larve 7,5 (20) mm (Hinterbeine als kleine Stummeln eben sichtbar), 11 Tage (Fig. 7). Die Querschnitte durch die Keimdrüsen haben jetzt eine länglich-ovale Form. Die Genitalhöhle hat sich bedeutend erweitert; die Keimdrüse bildet also jetzt eine vorn und hinten spitz auslaufende Röhre, deren Wandung aus dem Keimepithel besteht. Ihrer ganzen Länge nach lassen sich wenigstens zehn Sexualstränge zählen. Die mittleren haben bereits die Form ziemlich starker Pfropfen, die vom Hilus aus in die Genitalhöhle hineinragen, wodurch dieser Hohlraum in mehrere hintereinander liegende, jedoch nur unvollkommen voneinander geschiedene Kammern abgeteilt wird.

Wie aus späteren Bildern ersichtlich sein wird, entfallen in der Regel auf die Geschlechtsregion der Keimdrüsen nur vier bis sechs solcher Sexualstränge, während die anderen in die sterilen Abschnitte derselben eintreten, wo sie nie eine reichere Entfaltung erfahren.[1])

Larve 8 (22) mm (kleine Hinterbeinstummelchen), 12 Tage (Fig. 8 und 9). Bei der Betrachtung dieses Tieres kann man nicht weiter daran zweifeln, dass der Zuwachs, den die Sexualstränge von jetzt ab von aussen her noch erfahren, sich von der Einwanderung und Angliederung von Abkömmlingen des Nierenblastems ableitet. Besonders schön zeigt das ein Schnitt durch einen epigonalen Geschlechtsstrang (Fig. 9). Geschlechtsstrang und Nierenblastem sind durch eine ununterbrochene Kette von locker aneinander gefügten Zellen verbunden, die nicht mesenchymatischen Charakter zeigen. Ähnlichen Zellsträngen begegnen wir auch in der Geschlechtsregion (Fig. 8).

Wie auf Fig. 8 zu sehen ist, lassen sich bei Heidenhainscher Färbung auch jetzt noch in allen Keimzellen wenigstens Spuren von Dotterkörnern nachweisen.

Es hat sich jetzt auch ein Gallertgewebe gebildet, das die ganze Genitalhöhle durchzieht.

Die Fig. 10, welche nach einem gleich alten Tiere gezeichnet wurde, lässt erkennen, dass die Geschlechtsstränge schon jetzt einen recht bedeutenden Umfang erlangt haben können.

[1]) Auf die Entwicklung, welche die sterilen Abschnitte durchmachen, werde ich nicht eingehen. Es sei diesbezüglich auf die Arbeit von Kuschakewitsch (1910) verwiesen.

B. Das Ovar.

Über Histogenese und Zytogenese der weiblichen Keimdrüsen der Batrachier sind wir durch die Arbeiten von Bouin (1901) und King (1908) wohl unterrichtet. Ich werde mich daher darauf beschränken, kurz die wichtigsten Veränderungen, die das Ovar in der Folge durchmacht, zu resümieren und anschliessend dann über die wenig bedeutenden Abweichungen, die sich zwischen den verschiedenen Kulturen bemerkbar machen, berichten.

Bei mittleren Temperaturen (15—21°) verläuft die Entwicklung der Ovarien in allen Kulturen ganz gleichartig. Deshalb habe ich der folgenden Darstellung die passendsten Präparate aus verschiedenen Kulturen zugrunde legen können.

Larve 15 (38), 15 mm, 48 Tage (Kultur A 15; entspricht Larven von 22—24 Tagen aus Kultur A 21) (Fig. 11). Die vorliegende Keimdrüse zeigt bereits die typischen Merkmale des Ovars. Die Geschlechtsstränge weisen Höhlungen auf, die sogenannten sekundären Genitalhöhlen. Sie bilden sich in den sämtlichen Sexualsträngen, aber in sehr verschiedener Zahl und sind wirkliche Hohlräume, in denen sich auch in der Folge kein Gallertgewebe bildet, wie ein solches die immer noch gut entwickelten primären Genitalräume ausfüllt.

Verglichen mit denen der zuletzt betrachteten indifferenten Keimdrüsen, haben diese Sexualstränge an Masse beträchtlich zugenommen. Das kam zum grösseren Teil durch Zuwanderung von weiteren Nierenblastemzellen zustande, teilweise aber auch durch eigenes Wachstum, wie man nach den gar nicht seltenen Mitosen schliessen muss. Doch ist mit dem hier betrachteten Zustand der Höhepunkt der Entfaltung bereits erreicht. Eine weitere Einwanderung findet nicht mehr statt. Die Sexualstränge enden mit einem kurzen, im Mesovarium liegenden Stielchen (Fig. 11), das kaum mehr Beziehungen zum Nierenblastem erkennen lässt.

Auch das Keimepithel hat bedeutende Veränderungen erfahren. Die Keimzellen haben sich stark vermehrt. Schon bei etwas jüngeren Tieren kann man beobachten, dass es die aus einer Teilung hervorgegangenen Tochterzellen in manchen Fällen unterlassen, sich gegeneinander abzurunden. Um sie herum bildet sich eine gemeinsame deutliche Follikelhülle (Fig. 11, F). Wir haben es da mit der ersten Anlage von Einestern zu tun,

deren Auftreten für die Ovarien der Batrachier ausserordentlich charakteristisch ist. Die sämtlichen Zellen solcher Nester teilen sich immer gleichzeitig; so kann man in günstigen Fällen bis 16 direkt nebeneinander liegende Mitosen zählen. Der Frage, wie gross solche Einester werden können, bin ich nicht weiter nachgegangen. Aus dem eben Gesagten geht hervor, dass sie jedenfalls bis zu 32 Zellen enthalten können. Doch findet man auch viel kleinere, die dennoch ihre letzte Vermehrungsteilung bereits durchgemacht haben und in das Stadium der Pseudoreduktion eingetreten sind.

Drei derartige kleine Nester, die sich sämtlich aus Oozyten zusammensetzen, welche in den ersten Phasen der Pseudoreduktion stehen (synaptischer Knäuel), sind auf der Fig. 11 zu sehen. Sie liegen am Scheitel der Keimdrüse, d. h. in demjenigen Teil des Keimepithels, welcher dem Hilus direkt gegenüberliegt.

Es ist eine Tatsache, die sich an jeder beliebigen Serie konstatieren lässt, dass die vom Aufhängeband am weitesten entfernten Partien sich am schnellsten entwickeln. Umgekehrt liegen die Verhältnisse an der Basis der Keimdrüse, wo sich das Keimepithel zum Epithel des Mesovariums verjüngt. Dort findet man zwischen dem reichlichen Stützgewebe meist einige Keimzellen, die an ihrer natürlichen Entfaltung offenbar gehindert wurden, sei es durch Raummangel oder durch zu spärliche Ernährung. Kern und Plasma sind oft verhältnismässig recht klein, und ihre Teilungsenergie scheint, nach den seltenen Mitosen zu schliessen, herabgesetzt zu sein. Von den Stützzellen unterscheiden sie sich aber in gleicher Weise wie alle anderen Keimzellen durch den oxychromatischen Kern und ihren deutlich umgrenzten eosinophilen Plasmakörper.

Diese Tatsachen sind ja auch weiter nicht befremdlich und lassen sich offenbar an den Ovarien der meisten Wirbeltiere in ähnlicher Weise beobachten. So sprechen sich auch von Winiwarter und Sainmont in ihrer äusserst sorgfältigen Untersuchung über das Ovar der Katze über diese Partie des Keimepithels folgendermassen aus: „Elle représente la transition entre l'épithélium germinatif et le revêtement péritonéal du mésovaire et l'on y recontre fréquemment des anomalies, comme dans tous les points de transition analogues. Cette région mérite d'ailleurs une étude spéciale.“

Nach Bouin und Dustin sollten sich aber gerade an diesen Stellen (auch schon auf dem Stadium der indifferenten Keimdrüse) Stützzellen in sekundäre Keimzellen umwandeln. Aus dem oben Gesagten geht hervor, aus welchen Gründen ich die Richtigkeit dieser Angaben bestreiten muss. Auch scheint mir, dass es bei einem unbefangenen Betrachten selbst der von Bouin (1901) und Dustin (1907) gegebenen Figuren (Taf. X, Fig. 3, resp. Fig. 23) weniger schwer fällt, Keimzellen und Stützzellen voneinander zu unterscheiden, als Übergangsstadien zwischen beiden zu finden.

Fröschchen 13 (15); 35 mm, 33 (5) Tage (Kultur A 21) (Fig. 12). Wie auf Längsschnitten besonders schön zu sehen ist, verschmelzen zur Zeit der Metamorphose die einzelnen kleinen Höhlungen eines jeden Geschlechtsstranges miteinander und bilden grosse Blasen, die sogenannten Ovarialtaschen.[1]) Die primären Genitalhöhlen sind fast ganz verschwunden. Erste und letzte Ovarialtasche sind im vorliegenden Falle nur schwach entwickelt; die beiden mittleren beginnen ebenfalls noch miteinander zu verschmelzen. Die im Aufhängeband liegenden dorsalen Endteile der Sexualstränge sind als kompakte, nur selten ausgehöhlte, den Taschen aufsitzende Stiele erhalten geblieben.

Im Keimepithel liegen jetzt zahlreiche Einester mit Oozyten, welche sich in den verschiedensten Phasen der Pseudoreduktion befinden. Das Keimlager ist übrigens mächtiger entwickelt, als das nach der gegebenen Zeichnung erscheint; denn während die Keimdrüse einen stumpf-ovalen Querschnitt besitzt, ist derjenige der Ovarialtaschen schmal-elliptisch. Andererseits grenzt das Keimepithel direkt an das durch die Ovarialtaschen dargestellte Endothel, so dass das Keimepithel also auf den beiden Seiten bedeutend dicker ist als in der Scheitelgegend.[2])

[1]) Für die grossen Hohlräume, welche sich in den Geschlechtssträngen der metamorphosierenden Weibchen finden (sekundäre Genitalräume), habe ich den gebräuchlichen Ausdruck „Ovarialtaschen" beibehalten. Diese Höhlungen scheinen, wenigstens in solcher Ausbildung, nur den Amphibien zuzukommen und sind selbstverständlich den Bildungen nicht homolog, welche unter dem gleichen Namen bei Säugetieren beschrieben werden. Im letzteren Falle handelt es sich um Peritonealfalten, welche taschen- oder kapselförmig die Ovarien umschliessen (vergl. E. Zuckerkandl, 1897).

[2]) Totalansicht der Ovarien dieses Tieres in Textfig. C 1.

Fröschchen 14, 43 mm, 54 (15) Tage (Kultur C 20) (Fig. 13). Infolge des mächtigen Anwachsens des Keimepithels sind die Ovarialtaschen zusammengedrückt worden und bilden nur noch kleine Spalträume. Bei 1- bis 2jährigen Tieren sind sie überhaupt kaum mehr nachzuweisen. Am längsten lassen sich noch

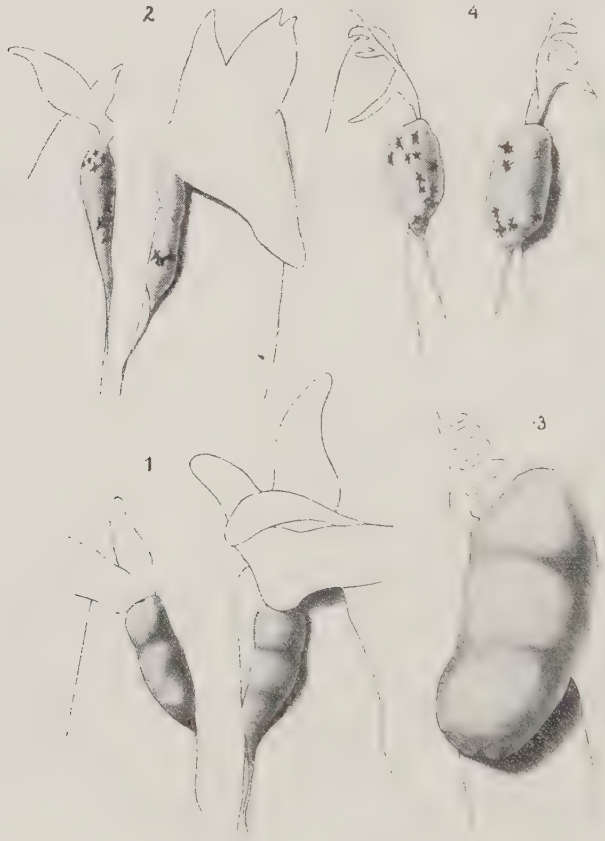

Fig. C.
1 = Ovarien, 2 = Hoden von 33 (5) Tage alten Fröschchen, 3 = linkes Ovar, 4 = Hoden von 78 (47) Tage alten Fröschchen. (Vergr. 20.)

die schon mehrfach erwähnten, im Mesovarium liegenden Enden der früheren Geschlechtsstränge nachweisen (Fig. 13).

Die am weitesten vorgerückten Oozyten sind in das Keimbläschenstadium eingetreten. In ihrem Plasma hat eine rege

Dotterbildung eingesetzt. Das Chromatin, das während der Pseudoreduktion wieder den Charakter von Basichromatin angenommen hatte, verliert in diesen Zellen von neuem seine Verwandtschaft zu basischen Farbstoffen. Es liegt in Form von Bürstenchromosomen in den Kernbläschen, welche sich in der Folge noch bedeutend ausdehnen und als weitere Einschlüsse Nukleolen in wechselnder Zahl führen. Wie aus Fig. 13 zu entnehmen ist, sind die dotterbildenden Wachstumszellen nicht mehr zu Nestern vereinigt. Letztere lösen sich gegen Schluss der Pseudoreduktion regelmässig auf, indem das umliegende Stütz- und Follikelgewebe zwischen die Oozyten hineinwächst und um jede einzelne eine doppelte Hülle bildet.

Der hier eingeleitete Prozess schreitet rasch fort, und schon bei 2 Monate alten Fröschchen (von der Metamorphose an gerechnet) nehmen die grossen Eier den ganzen mittleren Raum der Keimdrüse ein, während Oogonien und Oozyten nur noch am äusseren Rande, Oozytennester in vereinzelten Fällen auch als kleine Inseln weiter innen anzutreffen sind. (Totalansicht der Ovarien eines Tieres aus Kultur A 21, 78 (47) Tage alt, in Textfig. C 3.)

Je nach der Temperatur, unter der die Kulturen geführt wurden, lassen sich zur Zeit der Metamorphose einige Unterschiede in der Topographie der Ovarien feststellen. Von aussen betrachtet, fallen bei den Kältetieren die besonders reichlich entwickelten Fettkörper in erster Linie ins Auge (in dieser Hinsicht ist ein gleiches Verhältnis auch bei den Männchen festzustellen). Sodann sind die Ovarien der Weibchen aus der Kälte bedeutend länger und gegen das Epigonium hin weniger scharf abgesetzt, als die der entsprechenden Wärmetiere. Nach Messungen und Zählungen an insgesamt 26 frisch ausmetamorphosierten Tieren aus den Kulturen A 21 und A 10 habe ich die folgenden Zahlen bekommen:

		Kältekultur	Wärmekultur
Länge der Ovarien in mm	a) fertiler Keimdrüsenabschnitt .	1,62	1,09
	b) fertiler Teil + Epigonium . .	2,07	1,70
Zahl der Geschlechtsstränge in einem Ovar (fertiler Teil)		8,8	4,5

Wichtiger sind die Unterschiede, welche auf den Schnitten zu konstatieren sind. Die Geschlechtsstränge der Hitzetiere sind an und für sich recht schwach ausgebildet. Sie sind aber, wie Fig. 14 (Larve direkt vor der Metamorphose, 14 [36]: 16 mm, 26 Tage) zeigt, oft ganz ungeheuer stark aufgetrieben. Das Keimepithel wird dadurch direkt auseinander gerissen, so dass man an einigen Stellen schon beim Betrachten der Drüsen unter der Präparierlupe diese Blasen bläulich durchschimmern sieht.

Die gegenteiligen Wahrnehmungen lassen sich an den Kältekulturen machen. Hier besitzen die Ovarien recht massige Geschlechtsstränge, die nur unbedeutende Höhlungen aufweisen, welche (wenn überhaupt mehr als eine einzige angelegt wurde meistens nicht zu einheitlichen Ovarialtaschen verschmelzen. Im übrigen ist aber hervorzuheben, dass die Kälteweibchen zur Zeit der Metamorphose sehr gut entwickelte Keimepithelien mit reichlichen Oozytennestern besitzen. Die Fig. 15 (Fröschchen 13 [16], 29 mm, 141 [10—15 Tage], Kultur A 10) lässt sich zwar mit den Fig. 14 (Hitze) und 12 (Wärme) nicht ohne weiteres vergleichen, weil es sich hier um ein Fröschchen handelt, das die Metamorphose schon ungefähr 2 Wochen vor der Fixierung durchgemacht hatte. Immerhin sind die Umwandlungen, die dieses Tierchen in dieser Zeit durchgemacht hat, nicht sehr bedeutend. Die Genitalhöhlen findet man nie viel besser ausgebildet als im vorliegenden Fall (der Stiel des Sexualstranges ist erst auf den nächsten Schnitten getroffen). Das Fehlen gut ausgebildeter, sekundärer Genitalräume hat zur Folge, dass besonders im ersten Monat nach der Metamorphose die Ovarien ein stark höckeriges Aussehen erlangen. Die sich bildenden und wachsenden Einester finden eben im Innern der Keimdrüse keinen Raum, um sich auszudehnen, und drängen darum das Keimepithel nach aussen.

Besonders schön tritt an dem eben betrachteten Präparat das verschiedene färberische Verhalten des Protoplasmas (die Differenzen sind für die Tiere aus sämtlichen Kulturen dieselben) hervor. Das Plasma des Stützgewebes und der Geschlechtsstränge erscheint ziemlich dunkel, mit einem schwachen Stich nach violett hin, während die Oogonien sich intensiv eosinrot färben. Seltsamerweise haben aber die jungen, zu Nestern vereinigten Oozyten ihre Färbbarkeit fast ganz verloren, und schon bei den schwächsten Vergrösserungen sieht man deshalb diese Zellgruppen als scharf

umgrenzte Einheiten aus dem übrigen Gewebe der Keimdrüse hervortreten. Da, wo die Nester sich aufgelöst haben und die Dotterbildung beginnt, besitzt das Eiplasma dagegen einen dunkelvioletten Farbton.

Die zuletzt betrachtete Keimdrüse zeigt noch eine interessante Besonderheit. Im Gewebe des einen Geschlechtsstranges liegt nämlich ein ganz typisches, kurzes (Länge = 95 μ) und an beiden Enden blind geschlossenes Harnkanälchen (H. kan.). Für unsere Auffassung von der Natur der Geschlechtsstränge ist dieser Befund nicht ohne Bedeutung. Mag sich dieses Nierenkanälchen erst innerhalb der Keimdrüse gebildet haben, oder sei es als ein schon mehr oder weniger vollkommen differenziertes Gebilde hineingeschleppt worden, in jedem Falle kann sein Vorkommen an dieser Stelle die Ansicht, dass die Geschlechtsstränge sich aus Nierenblastemzellen gebildet haben, nur unterstützen. Mir ist bis jetzt nur dieser einzige derartige Fall zu Gesicht gekommen; doch will es mir nicht unwahrscheinlich scheinen, dass es sich bei jenen Strängen, die Kuschakewitsch auf seiner Fig. 75 abbildet und für Blutinseln hält, um ebensolche, wenn auch vielleicht weniger gut ausgebildete Harnkanälchen handelt.

C. Der Hoden.

1. Direkte Hodenentwicklung.

Das Material lieferte, wo nichts anderes gesagt wird, die Kultur A 21.

Die Merkmale, welche es ermöglichen, über das Geschlecht bestimmte Aussagen zu machen, können beim Männchen ziemlich viel früher auftreten als beim Weibchen. Wenn auf einem gewissen Stadium die Hälfte der Tiere die typisch männlichen Merkmale zeigt, während die andere Hälfte noch indifferente Keimdrüsen besitzt, dann lässt sich allerdings auch mit gutem Recht vermuten, dass wir es bei der letzteren mit richtigen Weibchen zu tun haben (vorausgesetzt, dass sich dann später wirklich ein Sexualverhältnis von 50 Männchen : 50 Weibchen ergibt).

So sind schon die im ersten Abschnitt besprochenen zwei 12 Tage alten Tiere mit indifferenten Keimdrüsen, nach welchen die Fig. 8—10 gezeichnet sind, wahrscheinlich bestimmt, Weibchen abzugeben; denn am 11. Tage lassen sich bereits die ersten Veränderungen, welche ausschliesslich der Hodenbildung eigen-

tümlich sind, feststellen. Wie sich die Tiere in der Kultur A 21 bis zur Metamorphose hin überhaupt immer sehr gleichartig entwickelt haben, so scheinen sich auch am selben Tage bei sozusagen allen Männchen die ersten charakteristischen Geschlechtsmerkmale herausgebildet zu haben.

Larve 7, 5 (20) mm (kleine Beinstummel), 11 Tage (Fig. 16); Larve 8 (22) mm (kleine Beinstummel), 12 Tage (Fig. 17 und 18). Die topographischen Verhältnisse entsprechen vollständig denen in den gleichalterigen indifferenten Keimdrüsen (Fig. 7, 8 und 10). Der ganze Unterschied besteht darin, dass sich in den Geschlechtssträngen dieser beiden Tiere vereinzelte Keimzellen finden. Über deren Natur können keine Zweifel bestehen; durch Grösse (Fig. 18 zeigt nur einen Anschnitt) und Helligkeit unterscheiden sich ihre Kerne auf den ersten Blick von den umliegenden Grundgewebskernen, und als ein untrüglicher Ausweis ihrer Abstammung dienen die Dotterkörner in ihrem Plasma, welche sich mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz gefärbt haben. Über die Art, wie diese Keimzellen in die Geschlechtsstränge hineingelangt sein mögen, vermag die Fig. 16 einigen Aufschluss zu geben. Sie lässt es bereits als wahrscheinlich erscheinen, dass es sich um eine direkte Einwanderung aus dem Keimepithel handelt, die offenbar von jeder Stelle aus erfolgen kann, welche dem Gewebe eines Geschlechtsstranges nahe genug gelegen ist.

An Ehrlich-Präparaten von etwas älteren Männchen werden wir die in Betracht kommenden Vorgänge vorteilhafter verfolgen können. Die hier besprochenen Präparate sind jedoch in doppelter Hinsicht von besonderer Wichtigkeit: 1. Wir haben es mit dem ersten wahrnehmbaren Ausdruck der Geschlechtsdifferenzierung zu tun, dem ersten Auftreten von Keimzellen in den Geschlechtssträngen der Männchen. Bei dem jüngeren, 11 Tage alten Tiere handelt es sich dabei nur um eine erste, vom Geschlechtsstrang noch nicht ganz umschlossene Zelle. Bei dem 12 Tage alten stecken bereits zwei Keimzellen verhältnismässig tief im Sexualstranggewebe und lassen keine direkten Beziehungen zum Keimepithel mehr erkennen. 2. Bei diesen jungen Larven beweisen die zahlreichen Dotterkörner, die sich in den Keimzellen noch finden, in unzweideutiger Weise, dass die ersten Spermatogonien aus dem Keimepithel stammen und mit den noch dort befind-

lichen Keimzellen gleichen Ursprungs sind. Denn solche Körner führen schon bei 5 Tage alten Tieren somatische Zellen nur noch ganz vereinzelt, und am 7. Tage — also bevor überhaupt Geschlechtsstränge vorhanden sind — sind auch diese letzten Reste vollständig verschwunden.

Larve 12 (32), 4 mm, 16 Tage (Fig. 19—24). Bei 16—20 Tage alten Männchen findet eine rege Wanderung von Keimzellen aus dem Keimepithel nach den Geschlechtssträngen hin statt. Die Fig. 19—24 sind alle nach demselben Tiere gezeichnet, in dessen Geschlechtssträngen beider Keimdrüsen bereits zwölf Spermatogonien liegen (Fig. 19—21). Eine noch grössere Zahl von Keimzellen ist auf der Einwanderung begriffen (Fig. 22—24).

Wie die drei ersten Bilder zeigen, liegen die Keimzellen vorläufig nur in den peripheren Teilen der Geschlechtsstränge. In dem Falle, welchen die Fig. 19 darstellt, liegen zwei in mitotischer Teilung begriffene (jedenfalls durch Teilung auseinander entstandene) Spermatogonien am distalen Ende des Stranges (auf der Figur ist nur die eine zu sehen), während die Fig. 20 und 21 Verhältnisse darstellen, wie man sie häufig auf Anschnitten findet. Besonders lehrreich ist die Fig. 21, wo im Keimepithel die Lücke sehr schön zu sehen ist, die vorher durch die Keimzellen ausgefüllt worden war. Bei genauerem Zusehen kann man in fast den sämtlichen Fällen feststellen, woher die einzelnen Spermatogonien, oder Gruppen von solchen, stammen, und das um so eindeutiger, als zwischen ihnen und dem Keimepithel meist noch einige ausgespannte Protoplasmafäden oder abgerissene Enden von solchen liegen.

Es muss wohl angenommen werden, dass bei diesen Wanderungen den Keimzellen, die übrigens stets von einem mehr oder minder reichlichen Stützgewebe umhüllt sind, eine eigene Beweglichkeit zukommt.

Von den Geschlechtssträngen sieht man Ausläufer ausgehen; doch sind diese Bildungen nicht so ausgesprochen, und es ist immerhin fraglich, ob es sich dabei nicht um zufällige Hervorwölbungen handelt, denen dann seinerseits das Keimepithel entgegen gewachsen ist (Fig. 19 bei a).

Die Keimzellen ihrerseits streben energisch nach den Geschlechtssträngen hin und zwar rücken sie zuerst an die diesen zunächst gelegenen Stellen des Keimepithels, wo sie sich

aufstauen (Fig. 24) und gegenseitig in den primären Genitalraum hinaus und nach den Sexualsträngen hin drängen. Dabei können sich oft ganze zusammenhängende Ketten bilden, wie das die Fig. 22 zeigt (vom Geschlechtsstrang ist auf diesem Schnitt nur das distale Ende zu sehen). Ein solches Einwandern in massigen Strängen findet man häufiger in Drüsen von etwas älteren Tieren vor, während auf den frühen Stadien die Keimzellen sich meist noch einzeln ablösen und die Geschlechtsstränge aufsuchen (Fig. 23).

Larve 12 (35), 4 mm, 18 Tage (Fig. 25—29). An den Keimdrüsen dieses Tieres kann man gewissermassen die ganze Entwicklung von der indifferenten Keimdrüse bis zu dem Stadium der Hodenbildung verfolgen, wo die sämtlichen Keimzellen das Keimepithel verlassen und ihren Platz im Gewebe der Geschlechtsstränge eingenommen haben. Die mittleren Partien sind nämlich den vorderen und hinteren Enden in der Entwicklung bedeutend vorausgeeilt, und indem wir die Schnittserie durch die eine Drüse verfolgen, finden wir vom ersten bis zum vierten Sexualstrang immer vollkommenere Umwandlungsbilder, während dann bis zum sechsten Strang hin die Entfaltung rascher wieder zurückgeht.

Der erste Geschlechtsstrang liegt dicht an der Anlage des späteren Fettkörpers, und das Keimepithel zeigt hier, wo es ja sein Ende erreicht, insofern etwas atypische Verhältnisse, als es verhältnismässig arm an Keimzellen ist. Die Fig. 25 zeigt den ersten Sexualstrang, da, wo er die stärkste Entfaltung gewonnen hat. Es liegt ihm locker eine Kette von Keimzellen an, die sich vom Keimepithel nur teilweise abgelöst hat.

In dem zweiten Geschlechtsstrang (Fig. 26) hat bereits eine lebhafte Einwanderung begonnen. Einzelne Keimzellen liegen bereits ganz in seinem Gewebe eingebettet, andere sind erst im Übertreten begriffen, während sich dritte noch im Keimepithel befinden.

Die Fig. 27 stellt einen Schnitt zwischen zweitem und drittem Geschlechtsstrang dar (gleiche Verhältnisse zeigen sich zwischen erstem und zweitem Sexualstrang). Das Keimepithel ist noch reichlich mit Keimzellen versehen: nur an zwei Stellen zeigen sich Lücken, die offenbar noch vor kurzem von Keimzellen ausgefüllt waren.

Reichlicher als der zweite ist der dritte Geschlechtsstrang mit Keimzellen versehen. Auf Fig. 28 ist nur ein hinterer An-

schnitt dargestellt, der aber bereits zu zeigen vermag, dass hier die Keimzellen vom Gewebe der Geschlechtsstränge gut umwachsen sein können. Dass äussere Epithel der Keimdrüse aber verdient kaum mehr ein Keimepithel genannt zu werden, denn Keimzellen finden sich darin nur noch ganz vereinzelt. Dieser Zustand ist charakteristisch für die ganze Partie zwischen drittem und fünftem Sexualstrang. Die Keimzellen, die sich an diesen Stellen noch bei 16 Tage alten Tieren in normaler Reichlichkeit finden, sind fast restlos nach den Geschlechtssträngen hin abgeströmt und in diese eingewandert.

Dementsprechend finden wir dem vierten Geschlechtsstrang die grösste Zahl von Spermatogonien eingelagert. Hier hat die Einwanderung ihr Ende erreicht, und zwischen Keimzellen und Peritoneum sind nur noch unbedeutende letzte Beziehungen zu erkennen. Wie die Fig. 29, welche einen durch diesen Strang gelegten Schnitt darstellt, erkennen lässt, liegen die Keimzellen auch nicht mehr ausschliesslich in einer äusseren Rindenschicht, sondern sie erfüllen fast den ganzen distalen Abschnitt des Geschlechtsstranges, der deshalb keulenförmig angeschwollen ist und fast den ganzen primären Genitalraum ausfüllt. Nur seine nach dem Mesorchium zu gerichtete Basis hat ihre frühere Zusammensetzung beibehalten, wie auch natürlicherweise der im Mesorchium selbst liegende Abschnitt.

Da sich in noch stärkerem Maße als bei den jungen Weibchen auch bei den Männchen fortwährend neue Nierenblastemzellen an die Geschlechtsstränge anschliessen, so sehen wir, dass sich diese nicht nur innerhalb der Keimdrüse und deren Aufhängeband verstärken, sondern als kompakte Gebilde den heranwandernden Nierenblastemzellen entgegenwachsen, wie dies auch auf Fig. 29 einigermassen zu sehen ist, wo das proximale Ende des abgebildeten Stranges ausserhalb der Keimdrüse, zwischen Hohlvene und Peritoneum, liegt.

Wesentlich veränderte Zustände sind bei 20 Tage alten Tieren nicht aufzufinden. Die schon beschriebenen Vorgänge sind weiter fortgeschritten. Die Keimzellen haben sich vermehrt und die Geschlechtsstränge an Masse zugenommen. Dabei haben sich die mit Keimzellen versehenen Enden der letzteren besonders auf Kosten des primären Genitalraumes ausgedehnt, also hauptsächlich in der Längsrichtung der Keimdrüse.

Weiter fortgeschritten finden wir diesen letzteren Prozess in den Hoden von 22 Tage alten Larven, so dass sich jetzt bereits die Hinterränder der einen Geschlechtsstränge und die Vorderränder der nächstfolgenden berühren. Zugleich lässt sich feststellen, dass das Nierenblastem jetzt besonders reichlich Material an die Geschlechtsstränge abgibt, so dass diese ungemein rasch anwachsen, nach der Mitte der Keimdrüsen hin drängen und die Keimzellen führenden Partien nach den Wänden zu schieben. Auf Querschnitten bietet sich dann das folgende Bild: um einen Kern von reinem Grundgewebe, der als starker Pfropfen vom Hilus her ins Innere der Keimdrüse hineinragt, liegt hufeisenförmig eine Schicht von Spermatogonien führendem Gewebe. Doch ist die Regelmässigkeit dieser Anordnung etwas gestört durch das Auftreten einer neuen Bildung, der Ampullenhohlräume.

Die sämtlichen zuletzt geschilderten Verhältnisse sind viel deutlicher ausgeprägt bei 26 Tage alten Tieren, zu deren Besprechung wir daher gleich übergehen wollen.

Larve 12 (40), 18 mm, 26 Tage (Fig. 30 und 31). Wie Fig. 30 zeigt, haben die Geschlechtsstränge eine bedeutende Mächtigkeit erlangt und lassen jetzt auch mit aller Deutlichkeit einen extratestikulären Teil, der rechtwinklig vom intratestikulären nach der Niere hin abbiegt, erkennen.

Am meisten interessiert uns hier das Auftreten von Ampullenhohlräumen. Sie stellen sich dar als vielfach verzweigte, unregelmässig spaltförmige Hohlräume, die immer zu den beiden Bestandteilen der Geschlechtsstränge Beziehungen aufweisen: dem Kern von reinem Reteblastem einerseits und der Spermatogonien führenden Aussenschicht andererseits. Die Spalten scheinen gewissermassen vom Grundgewebekern nach der Peripherie hin zu drängen und die Keimzellen führende Rinde vor sich weg und in die primäre Genitalhöhle hinauszuschieben, so dass nach kurzer Zeit die Rinde dem Kern nur noch in Form von Falten oder Blasen aufsitzt (Fig. 30). In diesen letzteren Gebilden haben wir, wie es sich aus ihrer Weiterentwicklung ergibt, die Anlagen der Hodenampullen (Samenkanälchen, Tubuli seminiferi) zu erblicken.

Die gleiche Entwicklung haben auch die Partien durchgemacht, welche zwischen den Eintrittsstellen der Geschlechtsstränge gelegen sind (Fig. 31). Nicht nur die Spermatogonien führenden Aussenschichten der aufeinander folgenden Geschlechts-

stränge sind jetzt miteinander verschmolzen, sondern auch die Grundgewebekerne haben Verbindungen zwischeneinander hergestellt, so dass nun der ganze Hoden von einem zwar recht unregelmässigen, aber ununterbrochenen und kompakten Zentralstrang durchzogen wird (Fig. 31, Z. strg.), der rings umgeben ist von zahlreichen bläschenförmigen Anlagen von Hodenampullen.

Es ist eine Eigentümlichkeit der Hoden von Rana temporaria, dass unter dem sie umhüllenden Peritoneum Pigmentzellen auftreten können. Ihr Vorkommen ist aber leider sehr unkonstant, sonst würde die Bestimmung des Geschlechts eine leichte Sache sein; denn diese Pigmentzellen, welche durch das Peritoneum durchscheinen (Textfig. C 2, 4), lassen sich nie in Ovarien beobachten. Über die Herkunft dieser Zellen kann ich keine bestimmten Angaben machen. Nach dem, was ich gesehen habe, will es mir scheinen, dass sie durch den Hilus einwandern.

Fröschchen 13 (34), 26 mm, Kultur C 20, 36 (1) Tage (Fig. 32). Ohne verschiedene Schnitte miteinander zu kombinieren, lassen sich nicht leicht Bilder geben, welche die Beziehungen zwischen Nierenblastem, Niere und Geschlechtssträngen übersichtlich erkennen lassen, da auf derselben Höhe, wo die Geschlechtsstränge sich finden, gewöhnlich Seitenäste (Venae revehentes) in die Hohlvene einmünden, welche den Zusammenhang der in Betracht gezogenen Gewebe und damit die Übersichtlichkeit der Bilder stören. Was man sonst nur durch Verfolgen einer Anzahl aufeinander folgender Schnitte feststellen kann, das ist aus der Fig. 32 ersichtlich, welche nach einem Schnitt gezeichnet ist, der ein wenig schief zur Längsachse des Tieres gelegt worden ist. Der extratestikuläre Abschnitt des Geschlechtsstranges ist aus dem Grunde nicht seiner ganzen Länge nach getroffen und die punktierte Linie (die nach den nächsten Schnitten eingezeichnet ist) gibt seine wirkliche Ausdehnung an.

Wie aus dieser Figur mit aller Deutlichkeit hervorgeht, erfüllt das einheitliche Nierenblastem zwei Aufgaben zugleich. Nach der lateralen Seite hin lässt es Harnkanälchen entstehen, nach der medianen dagegen gibt es das Bildungsmaterial für die Geschlechtsstränge ab, welche aus dem lockeren Strom dieser Zellen gewissermassen als kompakte Kerne herauskristallisieren.

Fröschchen 15,5, 27 mm, 37 (7) Tage (Fig. 33). Frisch ausmetamorphosierte Fröschchen besitzen bereits die Anlagen zu

den sämtlichen wichtigeren Bestandteilen des Hodens, und im folgenden werden wir sehen, wie sich aus den Ampullenanlagen die fertigen Samenkanälchen, aus dem Grundgewebe der Geschlechtsstränge Teile des Reteapparates herausdifferenzieren. Hinsichtlich der Geschlechtsstränge werden wir jetzt immer die extra- und die intratestikulären Abschnitte besonders zu betrachten haben, entsprechend den verschiedenen Bildungen, die aus ihnen hervorgehen: Vasa efferentia und intratestikuläres Hodennetz.

Bei unserem 37 Tage alten Fröschchen sind diese Differenzierungsvorgänge bereits eingeleitet. Die einzelnen Ampullenanlagen sind selbständiger geworden, und ihre Hohlräume, die in jedem Falle mit dem Zentralstrang in Verbindung stehen, haben sich teilweise beträchtlich erweitert.

Wie auf Fig. 33 zu erkennen ist, haben die extratestikulären Geschlechtsstränge, welche als solide Gebilde bis an das Nierenblastem hin zu verfolgen sind, ihr meistes Material nach den Keimdrüsen hin abgegeben und erweisen sich jetzt als ziemlich dünne Stränge von im allgemeinen radiär angeordneten Zellen (auf dem Schnitt erkennt man daher zwei parallel verlaufende Reihen von Kernen). (Totalansicht der Keimdrüsen eines 33 [5] Tage alten Fröschchens in Textfig. C 2.)

Fröschchen 15, 40 mm, 56 (17) Tage, Kultur C 20 (Fig. 34). Die Entwicklung, welche die intratestikulären Teile der Geschlechtsstränge genommen haben, ist auf einem Längsschnitt durch die Hoden eines 56 Tage alten Fröschchens aus der Kultur C 20 besonders gut zu überblicken. Die Mitte der Keimdrüse durchzieht ein gleichmässiger Zentralstrang (er ist aber nicht immer so regelmässig ausgebildet wie hier). Wie weiter oben dargetan wurde, ist er dadurch entstanden, dass die distalen Enden der aufeinander folgenden Sexualstränge sich miteinander verbunden haben. An diesem Prozesse beteiligen sich nur die Sexualstränge der Geschlechtsregion, nicht auch jene der sterilen Drüsenabschnitte. Aus diesem Grunde erreicht der Zentralstrang weder das vordere noch das hintere Ende der Keimdrüse. Ab und zu beteiligen sich zwar an der Zentralstrangbildung auch epigonale Geschlechtsstränge. Später bildet sich dann dieser Teil des Stranges wieder zurück.

Rings am Zentralstrang sitzen die Ampullen, welche meistens durch Teile der primären Genitalhöhle voneinander getrennt sind.

Sie haben sich etwas verlängert und besitzen fast ausnahmslos gut entwickelte, von Endothelien ausgekleidete Höhlungen, welche stets bis an den Zentralstrang heranreichen.

Im Hinblick auf den regelmässig radiären Bau dieser jungen Keimdrüsen sollte man eigentlich erwarten, dass sich in der Folge ein einheitlicher Zentralkanal, in welchen rings die Samenkanälchen einmünden, ausbilden werde. Tatsächlich geht zunächst die Entwicklung auch in diesem Sinne weiter und einmal habe ich einen solchen vollkommen radiär gebauten Hoden noch bei einem 1¼jährigen Fröschchen angetroffen. Meist aber verschwindet die Regelmässigkeit dieser Anlage schon viel früher. Ein bedeutendes Dickenwachstum der ganzen Drüse bedingt mannigfaltige Verschiebungen der Teile in ihrem Inneren. Der Zentralstrang wird nach allen Richtungen hin auseinander gezerrt, er bildet Äste, welche wieder untereinander Anastomosen bilden, und so kommt schliesslich das für die Froschhoden charakteristische intratestikuläre oder Hallersche Netz zur Ausbildung.

Fröschchen 17, 45 mm, 114 (84) Tage (Fig. 35 und 36). Die ältesten Männchen aus der Kultur A 21, die ich untersucht habe, besitzen in jeder Hinsicht fertig ausgebildete Hoden.

Der Reteapparat hat annähernd den Zustand erlangt, den er bis zur Geschlechtsreife bewahrt. Der Niere entlang führt ein Kanal, der sogenannte Nierenrandkanal (Fig. 35, N. rk.). Er steht mit dem Nierenblastem, welches immer noch mit der Bildung von Nierenkanälchen beschäftigt ist, mittels einiger undifferenzierter Zellstränge in Verbindung (Fig. 35, eff. 2). Von der anderen Seite her nimmt er die Vasa efferentia testis (eff. 1) auf, welche aus den extratestikulären Geschlechtssträngen hervorgegangen sind.

In entsprechender Weise hat sich auch die Anlage für das innere Hodennetz entwickelt. In dem vorliegenden Falle kann man von einem Zentralkanal schon nicht mehr sprechen. Vielmehr haben wir es bereits mit einem richtigen Hodennetz zu tun. Da, wo mehrere Kanälchen zusammentreffen (wie in dem abgebildeten Schnitt), entstehen grössere Hohlräume.

Dieses Netz steht, wie das nach der bisherigen Entwicklung selbstverständlich erscheint, mit den Vasa efferentia in Verbindung. Andererseits sitzen ihm, und zwar vermittels kurzer zwischen-

geschalteter Ausführkanälchen (Nebenkanälchen [1]) Nbk.), die Samenkanälchen auf. Fig. 36 gibt über die Beziehungen zwischen Samenampullen und Hodennetz näheren Aufschluss. Ein Hauptkanälchen (Hptk.) des letzteren ist an derjenigen Stelle quer durchschnitten, wo es seitlich zwei Nebenkanälchen aufnimmt. Das blind geschlossene Ende des einen ist eng verwachsen mit einer Ampulle. Zwischen dem Stützgewebe der letzteren und den Wandungen des Kanälchens sind keine Grenzen festzustellen, sie gehen kontinuierlich ineinander über. Ausserdem umkleidet ein zusammenhängendes Epithel Samenampullen, Neben- und Hauptkanälchen.

Es ist jedoch darauf hinzuweisen, dass die Ampullenhohlräume von den Lumina der Hodenkanälchen vorläufig immer streng getrennt sind. Die Mehrzahl der Hodenampullen 3 Monate alter Fröschchen zeigt überhaupt keine Hohlräume mehr. Infolge der raschen Vermehrung der Spermatogonien haben sich ihre Wände verdickt und so mussten die Höhlungen schliesslich verschwinden. Eine reichliche Gewebsansammlung in der Mitte erinnert noch an ihr früheres Vorhandensein (Fig. 36). Regelmässig bleiben aber doch einige Hohlräume bestehen, so vor allem die der Ampullen, welche dem Hilus zunächst liegen (Fig. 35). (Totalansicht der Keimdrüsen eines männlichen Fröschchens von 77 [46] Tagen in Textfig. C 4.)

Die weiteren Veränderungen, welche die Hoden bis zur Geschlechtsreife noch durchmachen, habe ich an einem Material von ca. 60 im Ursprungtal eingefangenen, $1^1/_4$, $2^1/_4$ und $3^1/_4$ Jahre alten Fröschchen (von der Laichperiode an gerechnet) studiert.

Am medialen Rande der Nieren $1^1/_4$jähriger Fröschchen (19; 70 mm), da also, wo noch bei 3 Monate alten das Nierenblastem zu sehen ist, findet man bei Rana temporaria besonders differenzierte Harnkanälchen und Bowmansche Kapseln. Von den ihnen homologen, der Harnbereitung dienenden Bildungen unterscheiden sie sich auf den ersten Blick dadurch, dass ihren

[1]) Es ist eine auffällige Erscheinung, dass sich das Hallersche Netz des Hodens aus zwei äusserst konstant vorhandenen Bestandteilen zusammensetzt: 1. Aus einem hauptsächlich in der Mitte der Keimdrüse liegenden, netzartig verzweigten und reichlich Anastomosen bildenden Kanalsystem; 2. aus kurzen Verbindungsstücken, welche das eigentliche Netz mit den zentralen Enden der Samenkanälchen verbinden. Diese Verbindungsstücke werde ich immer Nebenkanälchen heissen; die Hauptkanälchen stellen dann den übrigen Teil des Hallerschen Netzes dar.

Zellen die grossen und stark eosinophilen Plasmakörper, welche den anderen ihr charakteristisches Aussehen verleihen, fehlen. Wir haben es hier mit den interrenalen Teilen des Ausführapparates der Hoden zu tun, in welche man jetzt auch die Vasa efferentia wirklich einmünden sieht.

Die anderen Veränderungen sind rein quantitativer Art. Die Keimdrüsen sind, äusserlich betrachtet, beträchtlich grösser geworden. Die Ampullen besitzen in der Regel wieder von Endothelien ausgekleidete Hohlräume.

2 1/4jähriges Fröschchen, 28; 100 mm (Fig. 37). Auch jetzt noch machen sich kaum wesentliche Veränderungen geltend. Die Ampullenhohlräume haben sich zwar teilweise ganz beträchtlich vergrössert, sind aber, wie bisher, gegen die ausführenden Kanälchen hin abgeschlossen. Die Membran, welche Ampullen und Kanälchen zusammenhängend überzieht, ist in allen Fällen deutlich erkennbar (Fig. 37, Ept.).

Auch in sonst ganz normalen Hoden liegen ab und zu degenerierende Spermatogonien in den Ampullenhohlräumen. In dem hier abgebildeten Fall aber zeigt sich die ganze äussere Hodenpartie abnorm verändert und zwar macht sich an Plasma und Keimzellkernen eine hyaline, an den Stützzellkernen dagegen eine pyknotische Degeneration geltend (die topographischen Verhältnisse sind durch diese Veränderungen nicht beeinflusst; normale Hoden bieten ganz dieselben Bilder).

3 1/4jähriges Fröschchen, 38; 130 mm (Fig. 38). Im 4. Sommer bilden die jungen Männchen von Rana temporaria zum erstenmal fertige Geschlechtsprodukte. Die Hoden haben, verglichen mit dem Vorjahre, an Volumen um ein Mehrfaches zugenommen. Die Ampullen haben sich stark erweitert und sehr verlängert und besitzen nun die Form vielfach gewundener, im allgemeinen nach dem Zentrum der Drüse hin ziehender Schläuche, welche mit zahlreichen, von Follikelepithelien umschlossenen Ballen von Spermatozyten oder Spermatiden, den Spermatozysten (v. La Valette St. George), gefüllt sind.

Wie Fig. 38, welche nur den untersten Abschnitt einer Ampulle darstellt, zeigt, ist eine Kommunikation mit dem Lumen der ableitenden Kanälchen noch nicht hergestellt.

Einzelne Spermatogonien oder Gruppen von solchen, findet man einzig entlang den Ampullenwänden verstreut, und zwar im

allgemeinen reichlicher in den peripheren Abschnitten, als in den zentral gelegenen. Auf Fig. 38 sind z. B. gar keine zu sehen.

Die kugeligen, häufiger mehr strangförmigen Spermatozysten sitzen mit ihrem einen Ende der Wand der Ampulle auf, liegen im übrigen aber frei in deren Hohlraum. Es lässt sich immer feststellen, dass sich ein und dieselbe Zyste ausschliesslich entweder aus reifenden Spermatozyten, aus Spermatozyten zweiter Ordnung oder aus Spermatiden zusammensetzt; d. h. die Keimzellelemente einer jeden haben stets die gleiche Entwicklungsstufe erreicht.

Es ist unzweifelhaft, dass hier die den Einestern der Ovarien homologen Bildungen vorliegen. Wenn wir von der Verschiedenheit der schliesslichen Produkte absehen, so besteht der einzige Unterschied zwischen Spermatozyste und Einest darin, dass die erstere in allen Fällen sich aus einer viel grösseren Zahl von Zellen zusammensetzt, als das letztere. Mit anderen Worten: Die Spermatogonie, welche bestimmt ist, einer Spermatozyste den Ursprung zu geben, hat, bevor ihre Abkömmlinge in das Stadium der Pseudoreduktion eintreten können, eine grössere Anzahl von Teilungen durchzumachen, als in dem homologen Falle die entsprechende Oogonie.

Zwischen den Verhältnissen, wie wir sie bei $2^1/_4$jährigen Fröschchen feststellen konnten und den jetzt vorliegenden, haben wir jedenfalls die folgenden genetischen Beziehungen anzunehmen. Das äussere Epithel der Ampulle hat sich zu einer soliden Haut, der Membrana propria (Mr. pr.), entwickelt. Der grösste Teil der Spermatogonien, welche man in den Ampullen der jüngeren Tiere antreffen konnte, haben eine Periode lebhafter Vermehrung durchgemacht, und indem von einem gegebenen Zeitpunkt an die Tochterzellen sich nicht mehr voneinander getrennt haben, sind aus ihnen Keimzellnester, die Spermatozysten, hervorgegangen. Das ursprünglich zwischen den Spermatogonien liegende Stützgewebe hat sich zum grossen Teil in die feinen Membranen (Follikelepithelien) umgewandelt, von denen die Keimzellnester regelmässig umschlossen sind.

Anschliessend sei noch kurz auf das weitere Verhalten der Keimzellen hingewiesen. Im Frühjahr, beim Beginn der Brunstzeit, sind die Samenampullen fast ganz mit Samenpaketen an-

gefüllt. Im Spätsommer und Herbst des vergangenen Jahres haben sich aber auch die noch übrig gebliebenen Spermatogonien vermehrt und bilden jetzt bereits einen fast vollständigen, zusammenhängenden Wandbelag.

$2^1/_2$ Monate nach der Brunst findet man in den zentralen Ampullenhöhlungen noch einige degenerierende Spermienreste. Die Spermatogonien haben sich aber stark vermehrt und bilden längs den Ampullenwänden vier- bis sechschichtige Keimzellager, in denen man oft kleinere oder grössere Bereiche gleichzeitig in mitotischer Teilung begriffen findet. Ausnahmsweise haben sich auch bereits fertige Spermatozysten gebildet, in welchen die Spermatozyten die Reifungsprozesse durchmachen.

Vergleichende Übersicht über die Entwicklung der weiblichen und der männlichen Keimdrüsen.

Ovar	Hoden
Indifferente Keimdrüse.	Indifferente Keimdrüse.
Die Keimzellen bleiben im Keimepithel.	Einwanderung der Keimzellen in die Geschlechtsstränge.
Bildung von Einestern, Pseudoreduktion.	
Bei halberwachsenen Larven hört die Proliferation des Nierenblastems auf.	Die Zuwanderung von Nierenblastemzellen wird bis zur Metamorphose immer kräftiger.
	Bildung der Hodenampullen.
Bildung der sekundären Genitalhöhlen vor und während der Metamorphose: Ovarialtaschen.	Bildung der sekundären Genitalhöhlen nach der Metamorphose: Reteapparat.
Charakteristische Form der Keimzellen nach der Metamorphose und bis zum 4. Sommer: Wachstumszellen.	Charakteristische Form der Keimzellen nach der Metamorphose und bis zum 4. Sommer: Vermehrungszellen.
	4. Sommer: Bildung von Spermatozysten. Pseudoreduktion. Reifeteilungen.
5. Frühjahr (4jährige Tiere): Entleerung der fertigen Geschlechtsprodukte. Reifeteilungen.	5. Frühjahr (4jährige Tiere): Entleerung der fertigen Geschlechtsprodukte.

2. Indirekte Hodenentwicklung.

Ich spreche im folgenden von einer indirekten Hodenentwicklung, weil in den zu betrachtenden Fällen die Keimdrüsen zuerst die charakteristisch weiblichen Merkmale ausbilden und erst sekundär sich in Hoden umwandeln. Eine besondere Stellung nimmt die Kultur A 15 ein. Hier treten die charakteristischen Merkmale: Oozytenbildung und Einwanderung der Keimzellen in die Geschlechtsstränge, gleichzeitig in ein und derselben Keimdrüse auf. Es liegt aber doch kein prinzipiell verschiedenes Verhalten vor; wir können alle diese Fälle zusammenfassen, wenn wir unserem Begriffe eine etwas weitere Fassung geben und immer dann von einer indirekten Hodenentwicklung sprechen, wenn in einer Keimdrüse ausser Spermatogonien auch Oozyten gebildet werden.

Bekanntlich haben gewisse vor allem an die Heterochromosomenforschung anknüpfende Überlegungen zu der Annahme geführt, dass normalerweise in jeder Population ein Geschlechtsverhältnis von 50 ♀ : 50 ♂ erblich festgelegt sei. Wenn sich nun in einer Froschkultur Tiere befinden, deren Keimdrüsen typische Ovarien waren und erst nachträglich durch Umbildung zu Hoden wurden, dann können offenbar zwei prinzipiell ganz verschiedene Fälle vorliegen. Entweder verwandeln sich Weibchen in Männchen oder es haben männliche Tiere zuerst Ovarien gebildet, die sich erst sekundär zu Hoden umwandeln. Im ersten Fall werden schliesslich mehr Männchen als Weibchen vorhanden sein, im zweiten dagegen macht sich die Tendenz geltend, das Normalverhältnis 50 ♀ : 50 ♂ herzustellen. Natürlich ist es auch denkbar, dass in ein und derselben Kultur die beiden Vorgänge nebeneinander her gehen. Beide Möglichkeiten finden sich in meinen Kulturen verwirklicht. Da aber die morphologisch wahrnehmbaren Vorgänge beidemal dieselben sind, werde ich auf die vererbungstheoretische Bedeutung im einzelnen nicht eingehen.

a) Die Hodenentwicklung in den Kulturen A 15 und A 10.

Im Freien wachsen die Ursprungtalerfrösche unter beträchtlich niedrigeren Temperaturen auf, als der, in welcher die vorhin betrachtete Kultur gehalten wurde. Wenn wir uns daher jetzt an die Untersuchung eines bei 15° resp. 10° gezüchteten Materials machen, so werden wir dabei die Verhältnisse kennen lernen,

welche den in der freien Natur verwirklichten wenigstens näher liegen. Die Veränderungen in der Ovarentwicklung, welche einer Temperaturerniedrigung parallel gehen, haben wir bereits kennen gelernt. Sie sind nicht sehr tiefgehender Art. Von um so grösserer Wichtigkeit sind diejenigen, welche sich bei der Hodenbildung beobachten lassen.

Kultur A 15. Larven von 20—22 mm Länge, welche sich in der Wärmekultur bereits in Männchen und Weibchen geschieden haben, besitzen in diesem Falle regelmässig noch indifferente Keimdrüsen. Das erste Männchen habe ich unter einer Anzahl 12 (33), 3 mm messender, 31 Tage alter Larven gefunden. In den mittleren Teilen seiner Keimdrüsen sind ein paar erste Keimzellen eben im Begriffe, das sehr gut entwickelte Keimepithel zu verlassen und in die kräftigen Geschlechtsstränge überzutreten. Es sei noch ausdrücklich darauf hingewiesen, dass die Keimdrüsen der Tiere aus dieser Kultur nicht kleiner sind, als die entsprechend grosser Wärmetiere. Sie entsprechen in jeder Hinsicht denen der Wärmeweibchen, deren Keimdrüsen auf diesem Stadium auch noch den charakteristisch indifferenten Bau zeigen.

Richtig in Fluss kommt die Herausdifferenzierung von Männchen erst bei 41 Tage alten Larven (14 (38); 11 mm). Während aber die Keimepithelien dieser jungen Männchen teilweise im Begriffe sind, Keimzellen an die Geschlechtsstränge abzugeben, machen sie andererseits auch die Veränderungen durch, welche für das weibliche Geschlecht typisch sind. Es treten nämlich in ihnen Einester auf. Die Keimzellen, welche in die Geschlechtsstränge eingewandert sind, haben sämtlich den früheren Charakter von Vermehrungszellen bewahrt. Einester bilden sich ausschliesslich nur in den Keimepithelien und zwar hauptsächlich in denjenigen Teilen, welche am weitesten von den Geschlechtssträngen entfernt liegen.

Diese Doppelsinnigkeit in der Entwicklung behalten die Keimdrüsen bis zur Metamorphose bei. Im gleichen Schritt mit der zentral gelegenen Hodenanlage entwickelt sich aussen ein weibliches Keimepithel. Das letztere kann zwar durch die männliche Anlage sehr zurückgedrängt werden; doch finden sich wenigstens kleine Inseln eines solchen an den Wänden der Keimdrüsen sämtlicher untersuchten 60 Tage alten Fröschchen.

Eine Woche nach der Metamorphose habe ich die ganze hier geschilderte Kultur fixiert, und es zeigten sich dabei die folgenden Verhältnisse:

Fröschchen 13, 31 mm, 60 (7) Tage (Fig. 39).
„ 12, 35 mm, 60 (7) „ („ 40).

Die Fig. 40 zeigt einen Längsschnitt, durch den die Geschlechtsstränge längs getroffen sind, die Fig. 39 einen solchen, dessen Ebene senkrecht zur vorigen steht, so dass die Geschlechtsstränge quer durchschnitten sind.

In beiden Fällen, besonders deutlich auf der Fig. 40, kann man feststellen, dass das Keimepithel seine stärkste Entfaltung zwischen den Eintrittsstellen der Geschlechtsstränge gewinnt. In der Keimdrüse, welche zum Teil durch die Fig. 40 dargestellt wird, ist der weibliche Anteil bedeutend stärker. Besonders in ihrem hinteren Teile herrscht der ovariale Charakter vor, und man findet dort auch richtige, von einem Follikelepithel umgebene, runde Einester. In den weiter nach vorn gelegenen Teilen, wo sich das Hodengewebe stärker entwickelt hat (Fig. 40), werden eigentliche Nester nicht mehr gebildet. Die Oozyten haben sich zwar gegeneinander nicht abgerundet und ihr Plasma hat sich stark aufgehellt, aber da, wo sie mit dem Hodengewebe zusammentreffen, ist keine Membran gebildet worden; vielmehr gehen hier männliche und weibliche Keimgewebe kontinuierlich ineinander über (Fig. 40).

Noch mehr weicht das weibliche Keimepithel des anderen Tieres vom gewohnten Verhalten ab. Richtig ausgebildete Einester finden sich in ihm überhaupt nicht und die auf Fig. 39 abgebildeten Oozyten haben sich sämtlich voneinander getrennt und sind selbständig geworden. Der Vergleich mit jüngeren Tieren macht es aber wahrscheinlich, dass sie früher wenigstens teilweise doch in Nestern vereinigt gewesen sind, dass letztere sich aber bereits nach der Synapsis aufgelöst haben.

Ein weiterer Unterschied zwischen den beiden vorliegenden Keimdrüsen besteht darin, dass am äusseren Rande der einen noch zahlreiche Vermehrungszellen liegen, während in der anderen das Keimepithel, welches sich von der peritonealen Aussenwand losgelöst hat, fast nur noch aus Oozyten besteht. Ob im ersten Falle sich die Vermehrungszellen auch noch zu Oozyten würden umgebildet haben, oder ob sie schliesslich den Anschluss an das

Hodengewebe gefunden hätten, ist mit Sicherheit nicht vorauszusehen. Jedenfalls aber pflegen, wie wir an dem Material der Kältekultur gleich feststellen werden, die Oozytenlager sehr bald zu degenerieren.

Kultur A 10. In dieser Kultur ist die Entwicklung der männlichen Keimdrüsen eine viel ungleichmässigere als in den bis jetzt betrachteten. Zusammenfassend kann man sagen, dass die Abweichungen von der Normalentwicklung zwar die gleichen sind, wie wir sie bei der Kultur A 15 kennen gelernt haben, dass sie aber einen unter Umständen sehr viel grösseren Umfang annehmen.

Die männlichen Geschlechtsmerkmale differenzieren sich hier noch später heraus. Männchen treten erst auf, nachdem die sämtlichen Keimdrüsen bereits weibliche Charaktere ausgebildet hatten.

Das Keimepithel einer 91 Tage alten Larve von 15 (42), 11 mm führt eine ziemliche Anzahl von Einestern (bis Synaptaenstadium). In den Geschlechtssträngen finden sich noch keine Keimzellen, aber einige, die offenbar eben einwandern wollen, befinden sich zwischen den Geschlechtssträngen und den Keimepithelien. In einem anderen, gleich alten und gleich grossen Tiere sind die sämtlichen Vorgänge weiter vorgeschritten. Die Keimepithelien sind stellenweise sehr reich an Oozytennestern und die mittleren Geschlechtsstränge der einen Drüse besitzen ziemlich gut ausgebildete sekundäre Genitalhöhlen. Dagegen liegen auf der anderen Seite in einem Geschlechtsstrang schon eine ganz beträchtliche Anzahl von Spermatogonien, und in zwei oder drei weitere Stränge sind Keimzellen eben im Begriffe einzuwandern.

Wir sehen also, dass sich schon auf diesem frühen Stadium grosse Unregelmässigkeiten sowohl innerhalb ein und desselben Tieres als auch der ganzen Kultur geltend machen. Ein grosser Teil der Tiere lässt erst viel später die männlichen Merkmale erkennen (einmal hatte eine derartige Larve die Länge von 45 mm und war 111 Tage alt).

In einem grossen Teil der Fälle wandeln sich (zunächst) auch nicht die ganzen Keimdrüsen zu Hoden um. Besonders ihre Enden entwickeln sich häufig im weiblichen Sinne weiter, erhalten Höhlungen in den Geschlechtssträngen und bilden zahlreiche Einester in ihren Keimepithelien. Dabei können bei frisch

metamorphosierten Fröschchen die Massenverhältnisse zwischen männlichen und weiblichen Abschnitten alle Werte annehmen zwischen fast rein männlich und rein weiblich. Aber auch die zwischen den beiden Keimdrüsenformen möglichen Kombinationen finden sich alle verwirklicht. Es können die hinteren Teile weiblich, die vorderen dagegen männlich sein oder umgekehrt; oder auf der einen Seite ist das vordere Stück männlich, das hintere weiblich und auf der anderen Seite ist es gerade umgekehrt. Es kann aber auch jeder männliche Einschlag auf der einen Seite fehlen, so dass die Tiere als laterale Hermaphroditen zu bezeichnen sind: und auch hier ergeben sich alle denkbaren Abstufungen. Es kann in einem solchen Falle die männliche Drüse ein reiner oder fast reiner Hoden sein, sie kann sich aber auch wieder aus einem männlichen und einem weiblichen Teil zusammensetzen. In einem extremsten Fall lagen zwei auf den ersten Blick ganz typisch ausgebildete Ovarien vor. Beim Durchgehen der Schnittserie zeigte es sich aber, dass ein Geschlechtsstrang sich nicht ausgehöhlt hatte, sondern Spermatogonien in grosser Zahl führte. Es handelt sich dabei um ein Fröschchen, das 14 Tage nach der Metamorphose fixiert worden war. Geschlechtsstrang und Keimepithel waren durch die primäre Genitalhöhle voneinander getrennt: eine Einwanderung von Keimzellen fand also nicht mehr statt. Im Keimepithel aber befand sich an der Stelle, die dem distalen Ende des Geschlechtsstranges gegenüberlag, eine Lücke von der Grösse von zwei oder drei grossen Einestern, die nur durch die Auswanderung von Keimzellen nach dem Sexualstrang hin entstanden sein konnte.

Im Gegensatz zu den äusserst klaren Verhältnissen in der Wärmekultur sehen wir also in der Kälte hinsichtlich der Geschlechtsdifferenzierung die grösste Labilität sich geltend machen. Streng genommen entwickelt sich der Hoden überhaupt nicht mehr aus einer indifferenten Drüse, sondern entsteht durch Umwandlung eines jungen Ovars. Damit wäre also an Stelle des Prozesses der Geschlechtsdifferenzierung der einer Umbildung von Weibchen in Männchen getreten. Inwieweit eine solche Auffassungsweise berechtigt ist, werden die weiteren Untersuchungen lehren müssen.

Vorläufig interessiert uns hier noch die Frage nach dem schliesslichen Schicksal der weiblichen und männlichen Bestandteile der betrachteten Keimdrüsen.

Abgesehen von einem halben Dutzend Nachzügler machten die Tiere dieser Kultur ihre Metamorphose vom 122. bis zum 132. Tage nach der Befruchtung durch. Dabei wurden vom 130. Tage an sowohl die fertigen Fröschchen, als auch die Larven in einer Temperatur von 15—18° gehalten. (Weil sie in der Kälte nicht mehr gut fortkommen wollten.) Am 165. Tage tötete ich die letzte Gruppe (26 Fröschchen) ab.

Bei der Untersuchung der ältesten Tiere zeigt es sich, dass nur noch rein weibliche und rein männliche Keimdrüsen vorhanden sind. Die letzteren führen aber noch in grosser Zahl stark eosinophile Klümpchen, die letzten Reste der degenerierten Oozyten. Häufig sieht man auch, dass solche Reste in den Leibeshöhlenraum ausgestossen werden. Ähnlich degenerieren übrigens viele Oozyten in den richtigen Ovarien, wo man dann auch alle Übergänge zwischen gesunden Oozyten und diesen dunkel gefärbten Klümpchen findet. (In den Ovarien der Wärmetiere dagegen können irgendwelche degenerierende Elemente überhaupt nicht oder jedenfalls nur in ganz vereinzelten Fällen beobachtet werden.)

Eine Ausnahme machen nur die Keimdrüsen von zwei Tieren dieser Gruppe, der beiden lateralen Hermaphroditen. Ihre Ovarien zeigen in jeder Hinsicht das gewohnte Aussehen. Im ersten Falle ist die zweite Keimdrüse des Zwitters zusammengesetzt aus einem kleineren vorderen, dem männlichen Abschnitt und einem grösseren hinteren, welcher noch den typischen Bau eines Ovars besitzt, in der Entwicklung aber gegenüber dem Ovar der anderen Seite zurückgeblieben ist. Der zweite Hermaphrodit besitzt auf der linken Seite einen gut ausgebildeten Hoden, an dessen hinterem Rande aber noch einige Auxozyten mit reichlichen Dottereinlagerungen liegen. Dieser letztere Fall besitzt darum einiges Interesse, weil wir hier zum erstenmale darauf aufmerksam gemacht werden, dass dotterführende Wachstumszellen sich im Hoden verhältnismässig lange halten können, während Oozyten, die nicht mit der Dotterbildung beginnen konnten, bevor die zur Zersetzung führenden Einflüsse sich geltend machten, stets sehr rasch verschwinden.

An dem zwischen dem 132. und dem 165. Tage fixierten Material lässt sich schön verfolgen, wie im männlichen Geschlecht nach und nach einerseits die Hodenanlagen anwachsen, bis sie schliesslich den Raum der ganzen Keimdrüse einnehmen, während

andererseits die weiblichen Keimepithelien sich auflösen und degenerieren. Nie kann man aber auch nur die geringsten Andeutungen einer Rückbildung der männlichen Gewebe finden. Diese gleiche Feststellung werden wir auch in allen weiteren noch zu untersuchenden Fällen machen können, und wir müssen daher annehmen, dass, wenn sich einmal im Laufe der Entwicklung eine Partie einer Keimdrüse nach der männlichen Seite hin differenziert, dann auch die fertige Drüse wenigstens eine Einsprengung von Hodengewebe enthalten wird. In den meisten Fällen wird sich aber bis zur Geschlechtsreife überhaupt die ganze Drüse in einen Hoden umgebildet haben.

b) Die Entstehung von Hoden aus Ovarien in den Kulturen B und C.

Als gesetzmässig auftretende Erscheinung kann eine Umbildung von Ovarien in Hoden in mehreren Kulturen beobachtet werden. Dabei lassen sich überall die gleichen oder wenigstens nicht prinzipiell verschiedene Vorgänge beobachten. Deshalb werde ich mich in der folgenden Darstellung nicht mehr an einzelne bestimmte Kulturen halten.

Als Faktoren, welche eine solche Umwandlung zu veranlassen vermögen, haben sich im Zuchtversuch Temperaturerhöhung, Hitze und uterine Überreife der Eier erwiesen.

Wir können bei unserer Betrachtung direkt an die Beobachtungen anschliessen, die wir an den Ursprungtaler Kältekulturen gemacht haben. Weiter oben wurde gesagt, dass die sekundären Genitalhöhlen der aus Hitzekulturen ausmetamorphosierten Weibchen ausserordentlich stark blasig aufgetrieben sind. Hier muss nun nachgetragen werden, dass das nicht immer der Fall ist, dass im Gegenteil in den beiden untersuchten Hitzekulturen auch Weibchen aufgetreten sind, deren Geschlechtsstränge nur ganz unbedeutende, oder überhaupt keine Hohlräume besitzen. Noch verhältnismässig kurze Zeit vor der Metamorphose lassen sich derartige Unterschiede zwischen den Weibchen derselben Kultur kaum feststellen, keinesfalls aber schon auf einem der Fig. 11 entsprechenden Stadium. Es besitzen dann noch die sämtlichen Ovarien sekundäre Genitalhöhlen.

Das Kompaktwerden der Sexualstränge dieser Hitzeweibchen hat den Sinn einer Vorbereitung auf die Umwandlung der Ovarien in Hoden. Ob die Umwandlung nun notwendig folgen muss und

die betreffenden Tiere jetzt schon als Männchen bezeichnet werden können, das geht aus den angestellten Versuchen nicht hervor; wohl aber, dass sie sich — bei andauernder Maximaltemperatur nämlich — in diesem Sinne tatsächlich umwandeln können.

Die topographischen Verhältnisse in diesen Ovarien entsprechen nahezu den in den Kältekulturen beobachteten (Fig. 15). Zu äusserst liegt stets eine Schicht von Vermehrungszellen und jungen Einestern, weiter innen eine solche von älteren Nestern und einzelnen dotterbildenden Eizellen. Mit diesem Keimepithel sind die kompakten Geschlechtsstränge direkt verwachsen; Gewebsstränge gehen von ihnen aus und wuchern zwischen die Einester hinein, so dass zwischen dem Stützgewebe des Keimepithels und dem Sexualstranggewebe keine Grenze mehr gezogen werden kann (wie Fig. 13 zeigt, ist das aber auf einem etwas späteren Stadium auch in den typischen Ovarien nicht mehr möglich).

In Ovarien, in denen die Umbildungsprozesse etwas weiter fortgeschritten sind, ist die gewohnte regelmässige Anordnung der Elemente des Keimepithels gestört. Einester, Vermehrungszellen und Dotter führende Auxozyten scheinen oft regellos durcheinander zu liegen. Das Peritonealepithel hat sich teilweise losgelöst und ist vom Keimzellager durch spaltförmige Zwischenräume getrennt. Dass an diesem Durcheinander das Bestreben der Vermehrungszellen, ins Innere der Keimdrüse zu gelangen, Schuld ist, geht aus einem sich direkt anschliessenden Stadium hervor, welches durch die Fig. 41 (Kultur C 26, Fröschchen 56 [14] Tage alt) veranschaulicht wird. Die Keimzellen haben sich fast in der ganzen Ausdehnung der Drüse vom äusseren Epithel losgelöst und bilden mit den ausserordentlich stark entwickelten Geschlechtssträngen eine einzige, zusammenhängende Masse. Dabei sind die am tiefsten in den Grundgewebekern eingedrungenen Keimzellen Vermehrungszellen, während peripher hauptsächlich Oozyten liegen.

Die extratestikulären Geschlechtsstränge sind ebenfalls ganz enorm angeschwollen — offenbar der Ausdruck für eine reichliche Einwanderung von Nierenblastemzellen, die eben stattgefunden hat.

Die Weiterentwicklung dieser Keimdrüsen bietet kein besonderes Interesse mehr. Die Oozyten degenerieren sehr bald, die Vermehrungszellen haben von jetzt ab die Bedeutung von Spermatogonien, und die Umwandlungsprozesse, welche die Keim-

drüse bis zur Reife durchmacht, sind ähnliche, wie wir sie bisher für den Hoden kennen gelernt haben.

Während bei der besprochenen Umwandlung bereits die frisch ausmetamorphosierten Tiere die ersten Anzeichen der Umwandlung haben erkennen lassen, welche darin bestanden haben, dass gewissermassen das Sexualstranggewebe der übrigen Entwicklung vorauseilte, können wir in anderen Fällen erst ein oder zwei Wochen nach der Metamorphose die ersten männlichen Merkmale auftreten sehen.

Zunächst können auch hier noch die Geschlechsstränge dadurch auffallen, dass sie recht massig sind und nur kleine sekundäre Genitalhöhlen besitzen (Kultur C 26, Fröschchen 56 [14] Tage alt [Fig. 42 und 43]). Aber auch hier ist dieser Zustand erst durch Wucherungsprozesse nach der Metamorphose erreicht worden. Der wesentlichste Unterschied gegenüber dem vorigen Fall besteht darin, dass die Geschlechtsstränge und das Keimepithel nicht miteinander verwachsen sind. Die einwandernden Keimzellen müssen daher, ähnlich wie bei der Normalentwicklung des Hodens, einen mehr oder weniger breiten primären Genitalraum durchqueren, um in die Geschlechtsstränge zu gelangen. Auf frühen Umbildungsstadien sieht man deshalb regelmässig Brücken aus Keimzellen das Keimepithel und die zentrale Hodenanlage miteinander verbinden, und zwar besonders häufig in der dem Hilus benachbarten Hälfte der Keimdrüse (Fig. 42).

Die ganze Keimdrüse zeigt in diesem Fall einen recht gleichmässigen Bau. Zwischen den Geschlechtssträngen glaubt man es mit einem richtigen Ovar zu tun zu haben; auf Schnitten durch die Geschlechtsstränge findet man dagegen die ersten Keimzellen eben eingewandert. (Fig. 43 gibt einen Schnitt durch den hintersten Sexualstrang der Drüse wieder, Fig 42 einen solchen durch den nächst vorderen.) Mit solcher Regelmässigkeit geht aber der Prozess nicht jedesmal vor sich. Meist beginnt die Umwandlung am einen Ende der Drüse und schreitet dann nach und nach bis zum anderen fort, so dass man oft in einer Drüse von Geschlechtsstrang zu Geschlechtsstrang immer weiter vorgerückte Stadien finden kann; Stadien aber, die in der Regel nicht einer entwicklungsgeschichtlichen Reihe entsprechen können, da die später sich umwandelnden Stränge andere Veränderungen durchzumachen haben als solche, die damit auf einem früheren Stadium angefangen haben.

Schliesslich aber lassen sich erste Umwandlungsvorgänge auch an Ovarien beobachten, welche in jeder Hinsicht den gewohnten Bau zeigen, d. h. dünnwandige, von einer einzigen Zellschicht gebildete Ovarialtaschen besitzen. Die Fig. 44 (Fröschchen 47 [14] Tage, Kultur C 26) gibt einen Schnitt durch ein fast in jeder Hinsicht normal gebautes Ovarium wieder. (Das Keimepithel ist sehr gut entwickelt; der abgebildete Schnitt zeigt nur zufällig wenig Oozyten. Die nach vorn und hinten folgenden weisen Einester und dotterbildende Eizellen in reicher Ausbildung auf.) Einige Keimzellen stehen aber im Begriff einzuwandern, oder sind bereits in die Wand der Ovarialtaschen eingewachsen. Wie sich an einem sehr reichen Material beobachten lässt, beginnt nun diese letztere zu wuchern. Die vorher so schwach ausgebildete Wand verdickt sich rasch und zwar, wie es scheint, fast ausschliesslich dadurch, dass die Zellen, aus denen sie sich zusammensetzt, sich teilen. Eine so ausgiebige Einwanderung von Nierenblastemzellen, wie wir sie bisher immer feststellen konnten, lässt sich bei diesen späten Umwandlungen nie nachweisen. Wahrscheinlich wird nur die extratestikuläre Verbindung zwischen Hodengewebe und Nierenblastem noch durch erneute Zuwanderung von Blastemzellen hergestellt.

Die Fig. 45, welche ebenfalls nach einem Fröschchen der gleichen Kultur, welches ungefähr 14 Tage nach der Metamorphose fixiert wurde, hergestellt ist, führt diese verschiedenen Zustände in klarer Weise vor. Die Wand der Ovarialtaschen ist durchweg so stark verdickt, dass die eingewanderten Keimzellen vollständig umschlossen werden. An verschiedenen Stellen ist entweder noch eine Verbindung mit dem Keimepithel vorhanden, oder es sind noch die letzten Reste einer solchen, die früher bestanden hatte, festzustellen (Fig. 45 bei a). Merkwürdigerweise liegen nicht nur Vermehrungszellen in diesem Geschlechtsstrang, sondern auch eine richtige Oozyte (bei b). Dieses Vorkommen ist gar nicht so selten; besonders in Keimdrüsen, die mit ihrer Umbildung noch etwasspäter beginnen, bilden derartige Einschlüsse von Oozyten und Dotter führenden Wachstumszellen geradezu die Regel.

Der extratestikuläre Geschlechtsstrang hat auch bereits eine geringe Entfaltung gewonnen; von einem eigentlichen Strom von Nierenblastemzellen ist aber nichts zu sehen.

Besonders klare Verhältnisse finden sich auch in dem Schnitte durch die Keimdrüsen eines weiteren Tieres dieser Kultur C 26 (Fig. 46). Das Gewebe des Geschlechtsstranges, welches reichlich mit Spermatogonien durchsetzt ist, liegt zusammengefaltet ausschliesslich im basalen Teil der Drüse, offenbar weil es durch die vielen Oozytennester an der freien Entfaltung verhindert wird. Nichtsdestoweniger haben auch von jener Seite der Drüse her, welche dem Hilus direkt gegenüber liegt, die Vermehrungszellen den Weg zu der jungen Hodenanlage gefunden, und auf drei aufeinander folgenden Schnitten sind noch die beiden Brücken vorhanden, welche sie auf ihrer Wanderung benützt haben oder noch benützen. Die eine liegt in dem auf der Fig. 46 abgebildeten Schnitte (bei a) und hat die Form eines Stranges, der durch eine einzige Reihe von Vermehrungszellen, welche in reichliches Stützgewebe eingehüllt sind, gebildet wird.

Ein paar weitere Fälle, die wir noch an Hand einiger Bilder besprechen, bieten nichts prinzipiell Neues mehr. Die Ovarien waren beim Beginn der Umwandlung schon auf einem vorgerückteren Stadium als in den bisher betrachteten Fällen: sie hatten schon grosse Mengen von Dotter führenden Auxozyten gebildet, und deshalb wird die ganze Übersichtlichkeit der Vorgänge durch grosse degenerierende Eimassen gestört. Wenn aber auch für das Studium des feineren Verlaufes der Umbildungsprozesse diese älteren Keimdrüsen ein weniger günstiges Material darstellen, so kommt ihnen doch wieder ein besonderes Interesse zu, weil sie eben für die blosse Tatsache einer Umwandlung der Geschlechtscharaktere schlechthin eine ausserordentlich deutliche Sprache führen.

Fröschchen 89 (32) Tage, Kultur B 10 (IV) (Fig. 47). Unter der Präparierlupe betrachtet, besassen die Keimdrüsen dieses Tieres auf den ersten Blick das Aussehen richtiger Ovarien. Nur bei genauem Zusehen fiel auf, dass sich die Form der einen nach vorne, die der anderen nach hinten zu in nicht ganz normaler Weise etwas verschmälerte. Auf den Längsschnitten lassen sich jetzt die folgenden Verhältnisse erkennen. Das Innere der einen Drüse wird, abgesehen von dem schmalen peripher gelegenen Keimepithel, fast vollständig von dotterreichen Eiern ($\varnothing = 80-88\ \mu$) eingenommen; nahe dem vorderen Rande verliert sich aber das für Ovarien dieses Alters typische Aussehen, und die Eier lassen

Anzeichen einer beginnenden Degeneration erkennen (ungefähr im Gebiet der vordersten zwei Sexualstränge). In den vordersten Geschlechtsstrang sind Keimzellen im Begriff einzuwandern. Da aber auf diesem Stadium die Ovarialtaschen als solche bereits verschwunden sind, so ergibt sich jetzt in der Hauptsache ein wirres Durcheinander von Grundgewebe, Vermehrungszellen und degenerierenden Eiern der verschiedensten Grösse. Etwas klarer liegen die Dinge in der anderen Drüse. Ihre ganze vordere Hälfte ist mit Eiern angefüllt, welche Durchmesser von 52—60 μ besitzen: sie zeigen fast durchweg Anzeichen beginnender Degeneration. Im hinteren Teil aber sieht man drei Geschlechtsstränge sich eben zu Hodenanlagen umwandeln, und zwar ist der letzte bereits am weitesten vorgeschritten. Hier zeigt sich nun, dass sich die Geschlechtsstränge, ausgehend von dem im Aufhängeband bis jetzt noch erhalten gebliebenen kompakten Ende, gewissermassen wieder neu bilden. Grundgewebestränge gehen von dieser Basis aus und wuchern zwischen die degenerierenden Eimassen hinein. Die Vermehrungszellen verlassen das Keimepithel, und schliesslich sieht man Taschen sich bilden, deren unregelmässig gestaltete Wandungen aus Spermatogonien, welche durch reichliches Stützgewebe zusammengehalten werden, bestehen. Die Eizellen werden nach Möglichkeit beiseite geschoben; soweit sie aber doch in die Geschlechtsstränge zu liegen gekommen sind, werden sie ins Innere der Anlage befördert, wo sie früher oder später sich auflösen.

Die „Taschen", die wir so entstehen sahen, sind offenbar den Ovarialtaschen zu vergleichen, in welche Keimzellen eingewandert sind und deren Wände sich daraufhin verdickt haben (vergl. Fig. 45). Einen Schnitt durch eine solche Hodenanlage — es handelt sich um den zweitletzten Geschlechtsstrang der in Rede stehenden Drüse — stellt die Fig. 47 dar. Die Durchmesser der grössten eingeschlossenen und hier abgebildeten Eizelle betragen 26 und 32 μ.

Die Fig. 48 (Fröschchen 151 [33] Tage, Kultur B 10 [VI]) zeigt ein Stück eines Längsschnittes durch eine Keimdrüse, welche sich ähnlicherweise entwickelt haben muss, wo sich aber die Hodenanlage bereits besser herausgebildet hat. Nahe dem Hilus besitzt der Geschlechtsstrang zwei Höhlungen, welche wahrscheinlich als Ampullenhohlräume aufgefasst werden dürfen. Die

eine enthält Reste von degenerierten Eiern. Die anderen noch im Gewebe liegenden Eizellen wären wahrscheinlich auch noch in diese Hohlräume hineinbefördert worden, oder aber sie wären eingekapselt worden und hätten dann durch ihr allmähliches Verschwinden eine neue Ampullenhöhle entstehen lassen. Dass diese letztere Möglichkeit wirklich besteht, zeigt dieselbe Figur. Das in Auflösung begriffene Ei A hat sich bereits von seinen Hüllen zurückgezogen und wäre offenbar bald ganz verschwunden, während die letzteren das Endothel des neuen Hohlraumes geliefert hätten.

Fröschchen 16, 47 mm, 139 (82) Tage, Kultur B 10 (IV) (Fig. 49). Die Fig. 49 stellt den Zustand einer Keimdrüse dar, wie er bei der Umwandlung von Ovarien junger Fröschchen in Hoden häufig einmal erreicht und durchlaufen wird. Die sekundären Genitalräume sind durch fortgesetzte Wucherung des Grundgewebes (Rete) bis auf ein paar letzte Spalten verschwunden; und sogar diese letzteren, so wie wir sie auf der Zeichnung sehen, sind wahrscheinlich in den meisten Fällen keine direkten Abkömmlinge von sekundären Genitalhöhlen, sondern sind Neubildungen und entsprechen jenen Hohlräumen, die zum erstenmal auf der Fig. 30 als charakteristische Bildungen in der direkten Hodenentwicklung abgebildet wurden. Es entspricht überhaupt der hier erreichte Zustand der Hodenanlagen in mancher Hinsicht dem der 20—26 Tage alten Tiere der Kultur A 21. Die Einwanderung der Keimzellen ist sozusagen abgeschlossen. In den äusseren Schichten der mächtig entwickelten Grundgewebekerne (Sexualstränge), die nur noch durch schmale Zwischenräume voneinander getrennt sind, liegen die Spermatogonien und, wie wir eben gesehen haben, werden Vorbereitungen zur Bildung der Ampullen getroffen. Sonderbarerweise sind aber die Vasa efferentia testis bereits wohlentwickelt. Es ist das offenbar eine Folge der früher festgestellten Tatsache, dass die Bindegewebswucherungen im Inneren der Keimdrüsen nicht auf Kosten des Nierenblastems, sondern durch fortgesetzte Teilung der schon vorhandenen Elemente entstanden sind. Die extratestikulären Geschlechtsstränge werden also diesmal nicht in gleichem Maße, wie sie sich durch Anlagerung von Nierenblastem vermehren, zum Aufbau der inneren Reteanlage verwendet, sondern können sich in aller Ruhe zum definitiven Organ umwandeln.

Fröschchen aus dem Ursprungtal, $2^1/_2$ jährig (Fig. 50). In der Literatur finden sich häufige Angaben, dass in erwachsenen Exemplaren von Rana temporaria Keimdrüsen, welche männliche und weibliche Geschlechtsprodukte zu gleicher Zeit enthielten, gefunden wurden. Auch unter den von mir im Freien eingefangenen Tieren befand sich ein $2^1/_4$ jähriges Männchen, in dessen Hoden sich einzelne Eier befanden. Sie lagen stets in Ampullenhohlräumen und waren gleichmässig in beiden Hoden vorhanden. Im ganzen zählte ich acht gut erhaltene und zwölf in Auflösung begriffene Eizellen.

Die Fig. 50 stellt einen Querschnitt durch eine Samenampulle dieses Tieres dar, deren Höhlung fast vollständig durch das Ei ausgefüllt wird, welches Anzeichen einer beginnenden Degeneration erkennen lässt. Auch hier sieht man, dass die Eihüllen nicht mit degenerieren, sondern mit dem Stützgewebe der Ampullenwände verwachsen.

Bezüglich der in der Literatur bekannt gewordenen Fälle sei auf die Zusammenstellung von Gaupp (1904, S. 349—355) verwiesen.

Einen weiteren Fall, der dem von Bourne berichteten entspricht, hat Youngman beschrieben. Es handelt sich um einen geschlechtsreifen Frosch, an dessen Daumen sich Schwielen gebildet hatten. Das Ovar der linken Seite war normal; dem der rechten sass ventral eine Partie von Hodengewebe auf (Ovotestis). Auf Schnittserien zeigte es sich, dass das letztere sich aus wohl entwickelten Ampullen zusammensetzte, in denen die Samenbildung eben in Gang war und die teilweise auch schon fertige Spermien enthielten.

Neuerdings ist von Hooker sogar ein Fall von Hermaphroditismus verus bilateralis beschrieben worden und seinen tabellarischen Zusammenstellungen sämtlicher bis 1912 bekannt gewordenen Fälle von Hermaphroditismus[1]) entnehme ich, dass auch Punnett und Smith über je ein ausgewachsenes Tier berichtet haben, in dessen Keimdrüsen sich wohl entwickelte Spermien und Eier zugleich befanden.

Solche Fälle von wirklichem oder scheinbarem Hermaphroditismus lassen sich nach dem, was wir eben über die Umbildung

[1]) Es fehlt jedoch der Fall, welcher von Kuschakewitsch beschrieben wurde.

von Ovarien in Hoden erfahren haben, leicht begreifen. Es handelt sich nicht um Keimdrüsen, welche von Anfang an zwittrig angelegt wurden, sondern um solche, die entweder noch die letzten Phasen einer Umwandlung erkennen lassen oder auf einem wenig vorgerückten Stadium einer solchen stehen geblieben sind (Fälle von Bourne und Yungmann). Besonders die Fälle eines wirklichen Hermaphroditismus, in denen die beiden Sorten fertiger Geschlechtszellen gebildet werden, sind für die theoretischen Auffassungen über die Sexualitätsverhältnisse von höchstem Interesse.

D. Die Überreifekultur.

Hinsichtlich der Wirkung uteriner Überreife kann ich die Beobachtungen von Pflüger, R. Hertwig und Kuschakewitsch bestätigen, welche angeben, dass Überreife im allgemeinen die Keimdrüsen in ihrer Entwicklung hemmt. Zum erstenmal treten am 24. Tage in meiner Überreifekultur einige Männchen auf. Am 28. Tage besitzen von sieben Fröschchen noch drei indifferente Keimdrüsen; drei sind Weibchen, das letzte ist ein Männchen. Die Kultur metamorphosierte zwischen dem 30. und 41. Tage, aber noch nach der Metamorphose waren Tiere mit indifferenten Keimdrüsen in beträchtlicher Zahl vorhanden. Zwei Monate nach der Umwandlung besass ein Männchen Keimdrüsen, die denen eines 18 Tage alten aus der Kultur A 21 (Fig. 25—29) vollkommen entsprechen. Die Keimzellen dieser Überreifetiere, besonders die in den erst spät geschlechtlich differenzierten Keimdrüsen, zeichnen sich durch einen auffälligen Pigmentreichtum aus.

Neben typischen Männchen, Weibchen und indifferenten Tieren findet man sowohl vor als nach der Metamorphose häufig Tiere, welche im Begriffe sind, sich aus Weibchen in Männchen umzuwandeln.

Kuschakewitsch (1908, 1910) hat angegeben, dass bei Überreifelarven die Abschnürung einer dorsalen Dotterleiste unterbleibe, dass also die Keimzellen in diesem Falle unzweifelhaft mesodermalen Ursprungs seien; und zwar sollen einzelne Zellen, die aber sehr bald wieder degenerieren, vom Peritoneum gebildet werden, hauptsächlich aber sollten sich die Geschlechtsstränge als produktiv erweisen. Leider hat Kuschakewitsch nur eine stark überreife Kultur untersucht, was zur Folge hat, dass sich in seiner Darstellung zwei verschiedene „Typen“ unvermittelt gegenüber stehen.

Wie oben gezeigt worden ist, lassen sich auf frühen Stadien die Keimzellen von Somazellen zytologisch nicht unterscheiden. Es lag daher nahe, zu vermuten, dass die Keimzellen durch die Überreife verhindert werden, die besonderen Charaktere, durch die sie sich später von den Körperzellen unterscheiden, auszubilden. Diese Besonderheiten der Keimzellen fanden wir darin, 1. dass sie den Dotter langsamer auflösen als selbst die Zellen des Entoderms, 2. dass ihre Kernbläschen sich vergrössern und ihr Chromatin oxychromatisch wird. Gehen diese beiden Eigenheiten verloren, dann muss es fast unmöglich erscheinen, die Bewegung der wenig zahlreichen Keimzellen (auf jedem Schnitt allerhöchstens ein halbes Dutzend!) verfolgen zu können.

Leider bin ich zu spät mit den diesbezüglichen Angaben von Kuschakewitsch bekannt geworden und habe es unterlassen, ganz junge Tiere meiner Überreifekultur zu fixieren. Es ist das um so bedauerlicher, als es scheint, dass die Tatsachen meinen Vermutungen Recht geben werden.

Larve 9 (22) mm (kleine Beinstummel) 13 Tage (Fig. 59). Von den zehn untersuchten Keimdrüsen 13 Tage alter Larven lassen vier Keimzellen vom gewohnten Aussehen vollkommen vermissen. In den anderen sechs sind solche wohl vorhanden, aber in sehr verschiedener Anzahl; oft sitzen nur ganz wenige am Scheitel der Drüsen. An der Basis dieser letzteren Keimdrüsen, sowie in denen ohne „Keimzellen", ferner in mehreren Fällen zwischen Hilus und Mesenterium (eingeklemmt zwischen Peritoneum und Hohlvene), finden sich Zellen, die vor allem durch einen ungemeinen Reichtum an Pigment auffallen. In Fig. 59, welche eine solche Drüse darstellt, die keine typischen Keimzellen besitzt, liegen vier derartige Pigment führende Zellen am medialen Rande der Keimdrüsenanlage.[1]) Ihre Kerne sind kaum grösser als die somatischer Zellen und stimmen mit diesen in ihrem färberischen Verhalten vollkommen überein.

Ich kann nun nicht beweisen, dass diese besonderen Zellen von der dorsalen Dotterleiste abstammen; aber es ist doch sehr bemerkenswert, dass sie da am häufigsten sind, wo die normalen Keimzellen fehlen, und ihrerseits fehlen, wo Keimdrüsen vom gewöhnlichen Aussehen vorliegen. Zudem findet man sie ausser-

[1]) Vergl. die Fig. 10 von Kuschakewitsch (1910), die ein ähnliches Stadium darstellt.

halb der Keimdrüsen nur medialwärts vom Hilus. Ihre Bewegungsenergie scheint gegenüber der normaler Keimzellen herabgesetzt zu sein; sie wandern zuletzt in die Keimdrüsen ein.

Larve 15 (36), 11 mm, 24 Tage (Fig. 60). Dass sich aber diese pigmenthaltigen Zellen später zu richtigen Keimzellen entwickeln, geht ganz unzweifelhaft aus einer grossen Zahl von Präparaten hervor. Die Fig. 60 stellt einen Teil des Keimepithels einer 24 Tage alten Larve dar. Die Zelle A ist den Pigment führenden Zellen der Fig. 59 noch recht ähnlich. Zelle B hat sich dagegen beträchtlich vergrössert. Sie ist auch insofern von Interesse, als sie, verglichen mit typischen Keimzellen (z. B. Fig. 57, 58), dartut, dass das „helle Bläschen" der Keimzellen nicht bloss ein vergrösserter Kern ist, sondern dass sich das Chromatin der typischen Keimzellen ausserdem noch durch eine besondere Färbbarkeit auszeichnet. Auch die Keimzelle C enthält noch Reste von Pigment und gibt dadurch ihre Entstehung aus einer Pigment führenden Zelle zu erkennen.

Oft kann man auch sehen, dass bei 29—30 Tage alten Larven einzelne Pigment führende Zellen mit basichromatischen Kernen in die Tiefe der Keimdrüsen verlagert werden und auf die Geschlechtsstränge übertreten. Bereits während dieser Wanderung nehmen meist ihre Kerne an Grösse zu; die Zellen beginnen demnach, sich im Sinne der Reihe A, B, C (Fig. 60) umzuwandeln.

Die Pigment führenden Zellen von Überreifetieren machen also innerhalb der Keimdrüsen dieselben Veränderungen durch, wie auf einem viel früheren Stadium die Urkeimzellen der Normaltiere. Ihre Kerne vergrössern sich und werden dann oxychromatisch. Da es in hohem Maße wahrscheinlich erscheint, dass die Pigment führenden Zellen nichts anderes sind als die durch die uterine Überreife geschädigten Urkeimzellen entodermaler Abstammung, so bekräftigen die gemachten Befunde die eingangs ausgesprochene Vermutung, dass die Urkeimzellen der Überreifetiere nicht fähig sind, ihre spezifischen morphologischen Charaktere zur normalen Zeit auszubilden.

Wir haben nun schon zu verschiedenen Malen in den Keimzellen das Vorkommen von Pigment konstatieren können und zwar:

1. Beim Abbau des Dotters.

2. In einzelnen oder sämtlichen Keimzellen der Überreifelarven. Diese Zellen zeichnen sich durch ihre besondere Trägheit aus; sie werden höchst selten in Teilung gefunden.
3. In manchen degenerierenden Keimzellen, vor allem Dotter führenden Oozyten. Eine solche Rückbildung mit Pigmententwicklung wurde schon von anderen Autoren (z. B. Knappe) beschrieben.

Endlich bildet es sich 4. in den äusseren Schichten 2—3jähriger weiblicher Wachstumszellen, so dass die reifen Eier wenigstens an ihrem einen Pol fast schwarz erscheinen.

Welches die Bedeutung dieses Stoffes ist, ob er als ein Zwischen- oder ein Nebenprodukt beim Dotterabbau auftritt, ist mir nicht klar geworden. Die Tatsache, dass bei Überreifetieren das Pigment verschwindet, während die Keimzellen ihr typisches Aussehen erlangen, würde eher für ersteres sprechen.

Das Auftreten von Nährzellen in den Keimdrüsen der Überreifetiere, wie es von Kuschakewitsch angegeben wurde, konnte nicht beobachtet werden.

Lebenslauf.

Am 18. Februar 1890 wurde ich als Sohn des Joh. Witschi, Steinhauer und Landwirt, in Ostermundigen (bei Bern) geboren. Ich besuchte die Bernischen Volks- und Sekundarschulen, später das Staatliche Lehrerseminar Bern-Hofwil und wurde nach bestandener Patentprüfung für Primarlehrer im Frühjahr 1909 an der Universität Bern immatrikuliert. Im März 1911 habe ich mir das Bernische Sekundarlehrerpatent mit Mathematik, Physik, Zoologie und Botanik als Hauptfächern erworben, und dann setzte ich meine Studien in München fort, wo ich während fünf Semestern im Zoologischen Institut unter der Leitung von Herrn Geheimrat Prof. Rich. von Hertwig gearbeitet habe.